



Ecole Doctorale SIBAGHE



HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

Mécanismes de stockage et de déstockage du C organique des sols

Perturbations climatiques et stock organique du sol

Tiphaine Chevallier

Chargée de Recherche, Institut de Recherche pour le Développement

Proposition de Jury

- **Denis Angers** Chercheur Agriculture et Agroalimentaire Canada, Rapporteur
- **Jérôme Balesdent**, Directeur de recherche INRA, Aix en Provence, Rapporteur
- **Roel Merckx** Professeur à l'Université Leuven (Belgique), Rapporteur
- **Christian WALTER**, Professeur à Agrocampus Ouest, Examineur
- **Annette Bérard**, ICPEF, Inra Avignon, Examineur
- **Marc Corbeels** Chercheur HDR Cirad Brasilia, Examineur
- **Isabelle Basile-Doelch** Maître de Conférence, HDR, Université Aix Marseille, Examineur
- **Claire Chenu**, Professeur à AgroParisTech, Examineur



Résumé

Le carbone (C) organique représente globalement 50% de la matière organique des sols. C'est un mélange de matières issues d'organismes vivants plus ou moins reconnaissables et mélangés au sol. Le stock de C organique est en perpétuel renouvellement dans le sol et détermine de nombreuses propriétés édaphiques : la fertilité des sols, sa structure, la biodiversité qui l'habite. Le stock de C organique peut aussi constituer un puits de gaz à effet de serre selon les conditions de climat, d'occupation et de gestion des terres. La compréhension des mécanismes de stockage et de déstockage des matières organiques des sols est donc une question cruciale tant pour des objectifs de durabilité des systèmes de culture que pour des objectifs environnementaux.

Mes recherches portent sur les différents mécanismes de stabilisation du C organique dans les sols. Ces dernières années avec la problématique du changement climatique, mes travaux de recherches se sont orientés vers la question de la vulnérabilité de ces processus de stabilisation face à une augmentation de température. Ainsi ce mémoire traite de l'influence du type de sol, de la structure du sol, de la température et de l'humidité sur la stabilisation du C organique des sols. Ces travaux se sont focalisés essentiellement sur des sols tropicaux et méditerranéens et sont majoritairement des mesures de laboratoire. Ils cherchent à mettre en évidence ces mécanismes de stabilisation du C organique, à les quantifier et les expliquer. Récemment ils se sont élargis aux formes inorganiques du C du fait d'interactions complexes entre ces deux formes dans de nombreux sols carbonatés.

Dans le contexte actuel de changements climatiques (événements extrêmes en température, sécheresse) mes travaux se tournent vers la déstabilisation du C organique par ces changements climatiques. Quels sont les impacts de ces perturbations sur la minéralisation du C organique, sur le stock de C du sol ? Sont-ils de même nature selon le type et la gestion du sol, selon la nature du C stocké ?

L'objectif général de mon projet de recherche est de quantifier les modifications des stocks organiques après perturbations climatiques et de répondre aux questions « L'hétérogénéité de la distribution des substrats disponibles et des activités biologiques a-t-elle un rôle dans la réponse du système à la perturbation ? » « Les systèmes de culture privilégiant l'hétérogénéité sont-ils globalement plus résilients face aux perturbations ? ». Ce projet se déroule au sein de l'UMR Eco&Sols et tire parti des sites expérimentaux étudiés dans des projets précédents ou en cours au sein de l'UMR. Certains de ces sites comportent des sols carbonatés. Une étude spécifique des sols carbonatés et de la dynamique des carbonates face aux perturbations climatiques sera parallèlement conduite.

Remerciements

Pas un mot de remerciement dans les manuscrits officiels, ce n'était pas honnête. Tout le travail présenté dans ce mémoire d'HDR n'a pas été fait seule, bien au contraire. La mise en ligne de l'HDR est l'occasion de réparer cet oubli. J'espère ne pas faire d'autres oublis dans les remerciements.

Je voudrais remercier les membres du jury d'avoir accepté de lire avec attention mon mémoire et d'avoir contribuer à mes réflexions par leur jugement et critiques constructives. Un grand merci pour leur patience d'avoir tous participés à une soutenance en partie en visio-conférence, ce qui ne fut pas sans mal.

Je remercie également Jean-Luc Chotte pour m'avoir incitée à entreprendre la rédaction du mémoire d'HDR, Martial Bernoux et Eric Blanchart pour leurs conseils lors d'une rédaction parfois un peu trop rapide, Lydie Lardy pour la préparation de l'exposé et Michelle Tigny pour la partie administrative et ce n'est pas le plus facile. C'est un travail d'équipe, l'UMR Eco&Sols est une équipe agréable pour travailler, un grand merci à tous ses membres qui m'accompagne au quotidien.

L'écriture de cette page est aussi l'occasion de remercier tous ceux qui m'ont donné l'envie et le courage de continuer le métier de chercheur en particulier à Alain Albrecht, Tantely Razafimbelo, Christian Feller, Joele Toucet, Bernard Barthès, Claire Chenu, Fernando Moyano, Olivier Roupsard, Laetitia Bernard, Alain Brauman, Thierry Woignier, Claire Marsden, Laurent Cournac. Un grand merci à Martial, Lydie et Eric sans qui la recherche serait moins plaisante. J'aimerai aussi remercier les étudiants pour leur engagement à faire avancer et évoluer nos questions de recherches. Par leur diversité culturelle, de formation et de caractère leur encadrement est une richesse que j'apprécie tout particulièrement dans le métier de chercheur. Une pensée particulière par Salwa, mais aussi pour Aymeric et Marie toujours dans la Recherche, Rémi, Kaé Monrawee, Lionel et Zohra qui ont bientôt fini leur thèse... Merci de votre confiance.

La soutenance est déjà loin, ce fut un moment épique mais tellement agréable. Pas beaucoup de chance côté organisation mais une chance incroyable d'avoir la grande majorité de mes collègues et amis autour de moi. Des organisations de mission bien réglées pour être là. Un grand merci à tous, j'ai été très touchée par votre présence.

Toutes ces recherches s'effectuent dans le cadre plus général de la recherche de l'organisation idéale d'une famille de trois enfants bien vivants et d'un mari charmant et pleins de projet... Je les remercie d'avoir exaucé mon vœu le plus cher dans la vie, m'amuser, en profiter un maximum et ne pas m'ennuyer ! Merci.

Le 19 mai 2015

Table des matières

A Partie Administrative	6
1. Curriculum vitae.....	6
2. Publications.....	7
2.1 Articles dans des revues avec comité de lecture.....	7
2.2 Chapitres d'ouvrages et ouvrages	9
2.3 Communications à colloques	10
2.4 Autres publications.....	13
3. Encadrement d'étudiants et formation.....	13
3.1 Encadrement d'étudiant	13
3.2 Action de formations	15
4. Animation de la recherche.....	15
 B Synthèse des recherches - Mécanismes de stockage et de déstockage du C organique des sols	 17
1. Stabilisation des MOS associées aux argiles de sol	19
1.1 Mise en évidence de la stabilisation d'une protéine liée aux argiles de sol	19
1.2 Quantification du stockaget de C organique du sol associé aux argiles	22
2. Stabilisation du C organique dans la microstructure du sol, cas des andosols de la Martinique ...	24
3. Stabilisation du C organique dans la macrostructure du sol	28
3.1 Mise en évidence et quantification du pool de C protégé dans les agrégats du sol	29
3.2 Une relation complexe entre teneur en C du sol, agrégation et quantité de C protégé dans les macro-agrégats.....	31
3.3 Les agrégats du sol, un environnement particulier pour les micro-organismes	34
4. La température un facteur de déstabilisation du C organique du sol.....	36
5. La température un facteur de déstabilisation du C inorganique du sol.....	40
Conclusion sur les mécanismes de stockage et de déstockage du C organique des sols	43
 C Projet de recherche Perturbations climatiques et stock organique du sol	 44
1. Perturbation climatique sur les dynamiques des C inorganiques du sol (SIC).....	47

1.1	Mesure des teneurs en SOC et SIC des sols. Quelles mesures préconiser ?	48
1.2	Mesure des contributions des SIC et des SOC aux émissions de CO ₂	49
1.3	Mesure de l'impact des cycles d'humectation/dessiccation et des variations de température sur les émissions de CO ₂ de sols carbonatés vers l'atmosphère.	49
2.	Quels scénarios climatiques tester ?	50
2.1	Des cycles humectation/dessiccation	50
2.2	Des vagues de chaleur	50
3.	Effet de perturbations climatiques sur la minéralisation du C organique du sol selon la distribution des substrats et des activités biologiques	51
3.1	Echelle mésocosme	54
3.2	Echelle Millimétrique	58
	Conclusion sur le projet de recherche Perturbation climatiques et stock organique du sol	61
	Références.....	61

A Partie Administrative

1. Curriculum vitae

J'ai réalisé l'essentiel de ma carrière professionnelle comme scientifique en science du sol. Après ma thèse et de courts contrats à l'INRA ou à l'ETH-Zürich, je suis recrutée en 2004 à l'IRD. L'IRD, Institut de Recherche pour le Développement, est un Etablissement Public à Caractère Scientifique et Technique sous double tutelle des ministères en charge de la Recherche et de la Coopération (Affaires étrangères). Ses activités de recherche et de formation sont pluridisciplinaires et ont pour objectif de contribuer au développement social, économique et culturel des pays du Sud.

Etat Civil

Née le 18 janvier 1972 à Saint Cloud (Hauts de Seine), nationalité française, mariée, 3 enfants.

Adresse professionnelle

UMR Eco&Sols, Montpellier SupAgro, bât. 12, 2 place Pierre Viala, 34060 Montpellier Cedex 2

Tél 04.99.61.21.30 ; courriel tiphaine.chevallier@ird.fr

Adresse personnelle

20 impasse Vié, 34170 Castelnau le Lez

Formation et diplômes

1995 Diplôme de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier (ENSA. M)

Spécialité Génie de l'Environnement Option Sol à l'ENSA Rennes

1996 DEA national de Sciences du sol à l'ENSA. Montpellier

1996-1999 Thèse de doctorat en Sciences du sol

« Dynamique et déterminants du stockage de carbone dans un vertisol sous prairie (Martinique) »

Mention très honorable avec Félicitations du Jury

Expérience professionnelle

2000 Contrat de recherche à l'INRA de Versailles (Science du Sol).

Etude de la persistance d'une protéine insecticide, issue d'une plante transgénique, dans le sol ; influence de l'adsorption de la protéine sur les argiles de sol.

2001 Contrat de recherche à l'Université Fédérale de Suisse à Zürich.

Etude de l'effet d'une augmentation de dioxyde de carbone atmosphérique sur la dynamique du carbone et de l'azote du sol.

2002 Contrat de recherche à l'INRA d'Orléans (InfoSol).

Bibliographie et rédaction de chapitres de l'expertise collective sur la séquestration du carbone dans les sols agricoles de l'Inra.

2004 Chargé de recherche à l'IRD dans les unités de recherche SeqBio (Séquestration du carbone et Bio-fonctionnement des sols tropicaux : effet du mode de gestion des agrosystèmes tropicaux.) puis Eco&Sols (Ecologie fonctionnelle et bio-fonctionnement des sols et des agro-écosystèmes).

Thème de recherche Stabilisation du C organique dans les sols. Travail à 60% de 2006 à 2007. Travail à 80% depuis 2008.

2. Publications

Le nom des stagiaires ou étudiants encadrés ou co-encadrés est en italiques.

FI : Facteur d'impact sur 5 ans.

2.1 Articles dans des revues avec comité de lecture

Chevallier T., Voltz M., Blanchart E., Chotte J.L., Eschenbrenner V., Mahieu M., Albrecht A. 2000. Spatial and temporal changes of soil C after installation of a pasture on a long-term cultivated vertisol (Martinique). *Geoderma* 94: 43-58 (FI: 2.9, cité 47 fois)

Chevallier T., Blanchart E., Girardin C., Mariotti A., Albrecht A., Feller C. 2001. The role of biological activity (roots, earthworms) in medium-term C dynamics in vertisol under a *D. decumbens* pasture. *Applied Soil Ecology* 16: 11-21 (FI: 2.8, cité 7 fois)

Feller C., Albrecht A., Blanchart E., Cabidoche Y.M., Chevallier T., Hartmann C., Eschenbrenner V., Larre-Larrouy M.C. Ndandou J.F. 2001. Soil organic carbon sequestration in tropical areas. General considerations and analysis of some edaphic determinants for Lesser Antilles soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* (1-2): 19-31 (FI: 1.9, cité 36 fois)

Chevallier T., Muchaonyerwa P., Chenu, C. 2003. Bio-availability of two proteins, the toxin from *Bacillus thuringiensis* supsp. *tenebrionis* toxin and Bovine Serum Albumin, bound to vertisol clays. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 1211-1218 (FI: 4.0, cité 42 fois)

Larré-Larrouy MC, Albrecht A, Blanchart E., Chevallier T. and Feller C. 2003. Carbon and monosaccharides of a tropical Vertisol under pasture and market-gardening: distribution in primary organomineral separates. *Geoderma* 117: 63-79 (FI: 2.9, cité 8 fois)

Manlay R.J., Masse D., Chevallier T., Russel-Smith A., Friot D., Feller C. 2004. Post-fallow decomposition of woody roots in the West African savanna. *Plant and Soil* 260 (1-2): 123-136 (FI: 3.1, cité 7 fois)

Soussana J.F., Loiseau P., Vuichard N., Ceschia E., Balesdent J., Chevallier T., Arrouays D. 2004 Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management* 20 : 219-230 (FI: 2.2, cité 181 fois)

Chevallier T., Blanchart E., Albrecht A., Feller C. 2004 The physical protection of soil organic carbon in aggregates: a mechanism of carbon storage in a Vertisol under pasture and market gardening (Martinique, West Indies). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103 : 375-387 (FI: 3.7, cité 30 fois)

Blanchart E., Albrecht A., Chevallier T., Hartmann C., Bernard J., Louri J., Rangon L. 2004 The respective roles of roots and earthworms in restoring physical properties of Vertisol under a *Digitaria decumbens* pasture (Martinique, WI). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103: 343-355 (FI: 3.7, cité 15 fois)

Muchaonyerwa, P., Chevallier, T., Pantani, O. L., Nyamugafata, P., Mpeperek, S., Chenu, C. 2006. Adsorption of the pesticidal toxin from *Bacillus thuringiensis subsp. tenebrionis* on tropical soils and their particle-size fractions. *Geoderma* 133: 244-257 (FI: 2.9, cité 22 fois)

Chevallier, T., Blanchart, E., Albrecht, A., Feller, C. and Bernoux, M. 2006. Impact of pasture establishment on CO₂ emissions from a Vertisol: consequences for soil C sequestration (Martinique, West Indies). *Canadian Journal of Soil Science* 86: 779-782 (FI: 1.1, cité 2 fois)

Razafimbelo, T., Albrecht, A., Oliver, R., Chevallier, T., Chapuis-Lardy, L. and Feller, C. 2008 Aggregate associated-C and physical protection in a tropical clayey soil under Malagasy conventional and no-tillage systems. *Soil & Tillage Research*. 98: 140-149 (FI: 3.1, cité 35 fois)

Chevallier, T., Woignier, T., Toucet, J., Blanchart, E. and Dieudonné, P., 2008. Fractal structure in natural gels: effect on carbon sequestration in volcanic soils. *Journal of Sol Gel Science and Technology*, 48(1-2): 231-238. (FI: 1.8, cité 14 fois)

Chevallier, T., Woignier, T., Toucet, J. and Blanchart, E., 2010. Organic carbon stabilization in the fractal pore structure of Andosols. *Geoderma*, 159: 182–188. (FI: 2.9, cité 18 fois)

Chevallier, T., Blanchart, E., Toucet, J. and Bernoux, M., 2011a. Methods to estimate aggregate protected soil organic carbon. 1- Does soil water status affect the estimated amount of soil organic carbon protected inside macroaggregate? *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 42 (13): 1522-1536. (FI: 0.6, cité 1 fois)

Chevallier, T., Blanchart, E., Toucet, J. and Bernoux, M., 2011b. Methods to estimate aggregate protected soil organic carbon. 2- Does the plant residue grinding affect the estimations of the aggregate protected soil organic carbon? *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 42 (13): 1537-1543(FI: 0.6, cité 2 fois)

Jouquet, P., Ngo, T.P., Nguyen, H.H., Henry-des-Tureaux, T., Chevallier, T., Duc, T.T., 2011. Laboratory investigation of organic matter mineralization and nutrient leaching from earthworm casts produced by *Amyntas khami*. *Applied Soil Ecology*, 47, 24-30. (FI: 2.8, cité 4 fois)

Hamdi, S., T. Chevallier, N. Ben Aïssa, M. Ben Hammouda, T. Gallali, J.L. Chotte, and M. Bernoux. 2011. Short-term temperature dependence of heterotrophic soil respiration after one-month of pre-incubation at different temperatures. *Soil Biology and Biochemistry* 43:1752-1758. (FI: 4.0, cité 10 fois)

Blaud, A., Lerch T.Z., Chevallier T., Nunan N., Chenu C., and Brauman A. 2012 Dynamics of bacterial communities in relation to soil aggregate formation during the decomposition of ¹³C-labelled rice straw. *Applied Soil Ecology* 53:1-9. (FI: 2.8, cité 3 fois)

Hamdi, S., T. Chevallier, and M. Bernoux. 2012. Testing the application of an agronomic concept to microbiology: A degree-day model to express cumulative CO₂ emission from soils. *European Journal of Agronomy* 43:18-23. (FI: 3.3)

Hamdi, S., F. Moyano, S.N. Sall, M. Bernoux, and T. Chevallier. 2013. Synthesis analysis of the temperature sensitivity of soil respiration from laboratory studies in relation to incubation methods and soil conditions. *Soil Biology & Biochemistry* 58: 115-126. (FI: 4.0, cité 8 fois)

Razafimbelo, T., Chevallier, T., Albrecht, A., Chapuis-Lardy, L., Rakotondrasolo, F.N., Michellon, R., Rabearisoa, L. and Bernoux, M., 2013. Texture and organic carbon contents do not impact amount of carbon protected in Malagasy soils. *Scientia Agricola*, 70: 204-208.(FI: 1)

Blaud, A., Chevallier, T., Virto, I., Pablo, A.L., Chenu, C. and Brauman, A. (2014): Bacterial community structure in soil microaggregates and onparticulate organic matter fractions located outside or inside soil macroaggregates. *Pedobiologia* 57, 191. (FI: 2.1)

Chevallier T., Hmaidi K., Kouakoua E., Bernoux M., Gallali T., Toucet J., Jolivet C., Barthès B. Physical protection of soil carbon does not reduce the temperature dependence of soil CO₂ emissions. *Soumis à Plant Nutrition and Soil Science*

Kinoshita, R., Roupsard, O., Chevallier, T., Albrecht, A., Taugourdeau, S., Ahmed, Z., Van Es, H.M. Spatial estimation of soil organic carbon in a coffee agroforestry system on Andisols using geostatistics, andic properties, and visible-near-infrared reflectance spectroscopy. *Soumis à Geoderma*

Vingt et un articles ont un impact facteur supérieur à 0.8. Mon facteur h est de 10. L'article le plus cité (181) est un article rédigé par JF Soussana et issu de l'expertise carbone de l'Inra écrite en 2002. Ensuite vient le premier article de ma thèse cité 47 fois sur la répartition spatiale du carbone d'une prairie. L'ensemble des articles traitent de la stabilisation du carbone des sols et sont issus de travaux de recherche originaux effectués depuis le DEA. Plus récemment ces travaux de recherche sont des collaborations avec principalement des chercheurs de mon unité (UMR Eco&Sols), soit des partenariats avec une chercheuse de l'Ecole d'Agronomie d'Antananarivo (Madagascar), Tantely Razafimbelo, soit avec d'autres chercheurs de l'IRD, Pascal Jouquet, issus de travaux de thèse ou de masters d'étudiant (par exemple Salwa Hamdi, Aimeric Blaud, Hmaidi K.).

2.2 Chapitres d'ouvrages et ouvrages

Chevallier T. 2001 Revue du livre Standard soil methods for long-term ecological research, edited by GP Robertson, DC Coleman, CS Bledsoe and P Collins, 1999. Oxford University Press, Oxford. *Geoderma* 104: 182-183

Balesdent J., Chevallier T., Mary B., Richard G., Roger Estrade J. 2002 Effets des pratiques agricoles en sols cultivés – Travail du sol réduit In : Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ? Arrouays D., Balesdent J., Germon J.C., Jayet P.A., Soussana J.F., Stengel P. (Eds) INRA Editions 124-129 p.

Balesdent J., Loiseau P., Chevallier T. 2002 Changement d'usage des terres –Passage Prairies →Cultures, Passage Cultures→Prairies, Passage Prairies→Forêt In : Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ? Arrouays D., Balesdent J., Germon J.C., Jayet P.A., Soussana J.F., Stengel P. (Eds) INRA Editions 165-172 p.

Chevallier, T., 2010. Physical protection of organic carbon in soil aggregates. In: J. Glinski, J. Horabik and J. Lipiec (Editors), Encyclopedia of Agrophysics. Springer.

Bernoux M. et Chevallier T., 2013. Le carbone dans les sols des zones sèches. Une multifonctionnalité indispensable. Dossier thématiques du CSFD (Comité Scientifique Français de la Désertification). N°10. Téléchargeable en français sur <http://www.csf-desertification.eu/library/item/le-carbone-dans-les-sols-des-zones-seches-2>

Téléchargeable en anglais sur <http://www.csf-desertification.eu/dossier/item/carbon-in-dryland-soils-dossier>

2.3 Communications à colloques

2.3.1 Colloques Nationaux

Chevallier T., Muchaonyerwa P., Mpepereichi S., Lucas Panyani O., Chenu C. 2002 Impacts des argiles sur le devenir de la toxine insecticide de *Bacillus Thuringiensis* dans les sols tropicaux : effet sur la biodégradation. . *Journées Nationales d'Etude des Sols*. 22-24 Octobre Orléans. (Poster).

Chevallier T., Chenu C. 2003 Les rôles des matières organiques dans le sol. *Les Entretiens de l'Environnement 2003 "Les déchets"* - Pau, 26-27 mars (oral communication)

Blanchart E., Feller C., Chevallier T., Quénéhervé P., Cadet P., 2000 Faune et biofonctionnement des sols tropicaux. Exemples de la Martinique. *Séminaire "Ecosystèmes Tropicaux " (Utilisation des Sols et Biodiversité)*, Ministère de l'Environnement, Paris, 29 février et 1er mars 2000 (oral communication).

Arrouays D, Jolivet C, Feller C, Balesdent J, Andreux F, Chevallier T. et Saby N. 2002 Caractérisation des compartiments et des stocks de carbone organique des sols à différentes échelles. *Forum Qualité des Sols. MEDD-AFES*, Paris 15-16 mai 2002. (oral communication)

Arrouays D, Balesdent J, Soussana JF, Jayet PA, Germon JC, Richard G, Mary B, Roger Estrade, Chenu C, Houot S, Gabrielle B, Guichard, Chevallier T., Stengel P, 2002 Présentation de l'expertise collective de l'INRA sur la séquestration du carbone dans les sols agricoles. *Journées Nationales d'Etude des Sols*. 22-24 Octobre Orléans. (oral communication)

Chotte J-L., Chevallier T., Feller C., 2007. Caractérisation des matières organiques par fractionnement physique. *Ecole-chercheurs (Réseau Matière organique INRA, IRD, CEMAGREF, SFC) Caractérisation des matières organiques en relation avec les processus de dégradation et stabilisation*, La Rochelle, 5-8 juin 2007, (oral communication).

Chevallier T., Toucet-Louri J., Blanchart E. Chotte J.L. 2007 Effet de l'humidité sur la quantité évaluée de matière organique protégée dans la structure du sol *Journées nationales d'étude des sols*, Angers, 3-5 avril 2007 (oral communication)

Chevallier T., Toucet – Louri J., Blanchart E., Woignier T. 2007 Minéralisation de la matière organique d'une gamme d'Andosol de la Martinique *Journées nationales d'étude des sols*, Angers, 3-5 avril 2007
Poster

Benoit Marie, Chevallier T., Gobrecht A., Gorretta N., Roger J.M., Barthes B. Micro-hétérogénéité spatiale de la fonction de respiration du sol ; effet d'un stress thermique, Communication orale aux Journées d'Etude de sols, Versailles 19-23 mars 2012.

Diakhate Sidy, Chevallier T., Diallo NH, Ndour Y., Abadie J., Deleporte P., Chapuis-Lardy L. Effet des arbustes natifs sur la diversité fonctionnelle des sols de en région soudano-sahélienne (Sénégal) ; Communication orale aux Journées d'Etude de sols, Versailles 19-23 mars 2012

Badj Arfang, Diallo NH, Assigbetse K., N'dienor M., Toucet J., Chevallier T., Chapuis-Lardy L. Effet de l'apport de biochar sur les émissions de CO₂ et N₂O de deux sols maraichers du Sénégal. Journées d'Etude de sols, Versailles 19-23 mars 2012 Poster

Brossard, M., Blanchart, E., Chevallier, T., 2011 Protection des matières organiques dans les sols. Le rôle du biologique. Georeg, Forum de la Fédération Française de Géologie 23-27 octobre 2011, Villeneuve d'Asq

Saneho H.G., Lemaraina J.F., Razafimahatratra H., Rabenarivo M., Chevallier T., Rafolisy T., Razafimanantsoa M.P., Miasa E., Jahiel M., Becquer Thierry, Rabeharisoa L., Razakamanarivo H., Andriamanajara A., Razafimbelo T. Stock de C et disponibilité des nutriments sous l'effet de changement de mode d'usage des terres à Madagascar. In : Le sol en héritage. Orléans : AFES, 2014, p. 209-210. Journées d'Etude du Sol, 12., Le Bourget du Lac (FRA), 2014/06/30-2014/07/04.

Bounouara Z., Chevallier T., Toucet J., Bebsaid R. et Sbih M. La matière organique des sols d'une toposéquence sous climat subhumide. Cas de la vallée de Zeramna, région de Skikda, Algérie. In : Le sol en héritage. Orléans : AFES, 2014. Journées d'Etude du Sol, 12., Le Bourget du Lac (FRA), 2014/06/30-2014/07/04.

Chevallier T., Guellier C., Sapijanskas J., Blanchart E., Bispo A., Chenu C., Chirpaz D., Arrouays D. L'atlas de la biodiversité des sols et un jeu de sept familles de la vie cachée des sols. In : Le sol en héritage. Orléans : AFES, 2014, p. 162-163. Journées d'Etude du Sol, 12., Le Bourget du Lac (FRA), 2014/06/30-2014/07/04.

Cardinael, R., Chevallier, T., Barthès, B., Dupraz, C., Chenu, C. 2014. Impact de l'agroforesterie sur le stock de carbone organique du sol sous climat méditerranéen. 12èmes Journées d'Etude des Sols. Chambéry du 30 juin au 4 juillet 2014

2.3.2 Colloques internationaux

Chevallier T., Blanchart E., Albrecht A., Chotte J.L., Eschenbrenner V., Voltz M., Mahieu M. 1998 *Restoration of C content and earthworm population in a vertisol under pasture (Martinique)*. Congrès mondial de Science du Sol (ISSS) à Montpellier, France, 26-31 Aout (Poster)

Chevallier T., Blanchart E., Albrecht A., Feller C. 2000 CO₂ evolution from soil and physical protection of soil organic carbon in a young pasture on Vertisol. Soil functioning under pastures in intertropical areas international symposium, Brasilia, Brésil, Octobre 16-20, 2000 (oral communication).

Blanchart E., Albrecht A., Chevallier T., Hartmann C., Bernard J., Louri J., Rangon L. 2000 Respective roles of roots and earthworms in the restoration of C stocks and physical properties under pastures (Vertisol, Martinique). Soil functioning under pastures in intertropical areas international symposium, Brasilia, Brésil, Octobre 16-20, 2000 (oral communication).

Chevallier, T., Chenu, C., Muchaonyerwa, P. 2001 Soil microbial growth on Bacillus thuringiensis tenebrionis protein, Bovine Serum Albumin and Leucine bound on natural clays from a Vertisol. Ninth international Symposium on Microbial Ecology, Amsterdam, Pays-Bas, 26-31 Aout (poster).

Blanchart E., Chevallier T., Albrecht A., Hartmann C., Lavelle P., Feller C. 2002 Consequences of earthworm (*Polypheretima elongata*) activities in the restoration of the properties of a Vertisol under pasture (Martinique). 7th International Symposium on Earthworm Ecology, Cardiff, 1-6 septembre 2002. (oral communication).

Muchaonyerwa P., Chevallier T., Chenu C., Waladde S., Nyamugafata P., Mpeperek S. 2002 Impact of *Bacillus thuringiensis* proteins on microorganisms in selected tropical soils Symposium on The impact of GMOs : Soil Microbiology and Nutrient Dynamics 3 – 6 November, Vienna, Austria

Feller C., Six J., Razafimbelo T., Chevallier T., De Luca E.F., Harmand J.M. 2002 *Relevance of organic matter forms associated to particle-size fractions for studying efficiency of soil carbon sequestration. Examples for tropical agroecosystems.* "17th World Congress of Soil Science", Bangkok, 14-20 Aug. 2002 (oral communication).

Chevallier T., Le Cadre E., Belamie E., Collet P., Dudal Y. 2007 Synthetic micro rhizo environments for assessing the influence of soil microsite heterogeneity on plant nutrition. *RHIZOSPHERE 2 - Second International Rhizosphere Conference*, Montpellier, France, 26-31 August 2007. Poster

Chevallier T., Metay A., Arrouays D., Balesdent J., Germon J.C., Mary B., Roger Estrade J. Le potentiel de stockage de carbone du semis direct en comparaison d'autres techniques culturales. In : Spécial semis direct. Terre Malgache = Tany Malagasy, 2008, (26), p. 129-132. Séminaire International : Les Sols Tropicaux en Semis Direct sous Couvertures Végétales : Symposium 1. Séquestration du Carbone, Antananarivo (MDG), 2007/12/03-08.

Chevallier T., Toucet-Louri J., Blanchart E. Chotte J.L. 2007 Effect of soil water content on soil respiration and on the estimation of the aggregate-protected organic matter pools In *International Symposium on Organic Matter Dynamics in Agro-Ecosystems.*, July 16-19, INRA-ESIP, Poitiers, France. Poster

Woignier Th., P. Dieudonné, J. Primera, T. Chevallier, A. Raada, 2007. Clays with interesting environmental properties: effect of structure on carbon sequestration. International Symposium on Environment Engineering and Process", Marseille, 2007, (invited speaker).

Woignier Th., P. Dieudonné, J. Primera, T. Chevallier, 2007. Natural gels with interesting carbon sequestration properties. XVth International Workshop on Sol-Gel Science and Technology, Montpellier (oral communication).

Chevallier T., Laisné T., Hamdi S. and Bernoux M., 2008 Temperature sensitivity of soil respiration in a sandy soil from Sahel region EUROSOIL 2008: Soil-Society-Environment, 25-29 August 2008, Vienna, Austria (oral communication).

Razafimbelo T., Albrecht A., Rakotondrasolo F., Rakotoarinivo C., Bernoux M. ,Chapuis-Lardy L., Chevallier T., Grinand C., Feller C. and Rabearisoa L., 2008 Soil organic matter storage in tropical soils under no-tillage systems (Madagascar). EUROSOIL 2008: Soil-Society-Environment, 25-29 August 2008, Vienna, Austria (poster).

Hamdi, S., Chevallier T., Bernoux M. Is the temperature sensitivity of a semi arid soil respiration modified by a labile carbon addition? » Colloque international SOM 2010 « Organic Matter Stabilization and Ecosystem Functions » Hyère, 19- 23 septembre 2010. Poster

Chevallier T., Hamdi, S., Bernoux M. Relative contributions of organic and inorganic carbon in the CO₂ emitted from a Tunisian calcareous agricultural soil: Effect of increasing temperatures ISMOM 2011. Montpellier Juin 2011. Poster

Razafimbelo T. M., Rakotondramanana J., Andrianoroharison T., Chevallier T., Blanchart E., Bernard L., Rafolisy T., Rabeharisoa L., Albrecht A., 2011. Le mode d'apport et les types de résidus affectent-ils, à court terme, la distribution du carbone dans le sol ? Atelier thématique international « Agronomie et Ecosystème », 21-25 mars 2011, Antananarivo, Madagascar

Cardinael, R., Chevallier, T., Barthès, B., Dupraz, C., Chenu, C. 2014 Soil carbon sequestration in a Mediterranean agroforestry system. 2nd European Agroforestry Federation (EURAF) Conference, Cottbus, Germany Juin 2014

Peerawat, M., Chevallier T., Abadie J., Pablo A.L., Trap J., Lafaye De Micheaux M., Gay F., Robain H., Junrungreang S., Nopmanee S., Brauman A. 2014 Impact of rubber plantations on the soil microbial community: case study of a rubber trees chronosequence in Chachoengsao province. International Conference on Rubber, 28-30 Août 2014, Thaksin University, Thaïland.

Brauman, A., Peerawat, M., Lafaye De Micheaux, M., Nopmanee S., Chutinan, C., Robain, H., Sebag, D., Chevallier, T., Trap, J., Pisamai, C., Gay, F. 2014 Does afforestation of arable land with rubber tree improve soil functioning ? A case study in a chronosequence of rubber plantation in Thaïland International Conference on Rubber, 28-30 Août 2014, Thaksin University, Thaïland.

2.4 Autres publications

Bernoux M. et Chevallier T., 2013. Le carbone dans les sols des zones sèches. Une multifonctionnalité indispensable. Les fiches thématiques du CSFD. N°10. Mars 2013. (Téléchargeable sur www.csf-desertification.org).

Chevallier T., Blanchart E., Guellier C., Sapijanskas J., Bispo A., Arrouays D. La vie cachée des sols, jeu de 7 familles. 42 cartes + livret pédagogique. Edité par le ministère de L'Ecologie et du Développement Durable dans le cadre du programme Gessol (Téléchargeable sur www.gessol.fr).

3. Encadrement d'étudiants et formation

3.1 Encadrement d'étudiant

2007 - Thibault Laisné, Mémoire de M2 - Ecologie, Biodiversité et Environnement (EBE) de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris 6). *Evaluation de la réponse respiratoire d'un sol tropical à une augmentation de la température (Q_{10})*. Co-encadrement avec Martial Bernoux (Directeur recherche IRD).

2007 - Aimeric Blaud, Mémoire de M1 - Master Biologie, Géosciences, Agro-ressources, Environnement, Spécialité Biodiversité et Interactions Microbiennes et Parasitaires de l'Université Montpellier II. *Distribution des communautés bactériennes dans les agrégats d'un sol limoneux*. Co-encadrement avec Alain Brauman (Directeur recherche IRD).

2008 - Aimeric Blaud, Mémoire de M2 - Master Biologie, Géosciences, Agro-ressources, Environnement, Spécialité Biodiversité et Interactions Microbiennes et Parasitaires de l'Université Montpellier II.

Répartition spatiale des communautés microbiennes dans un sol – influence d'un apport de résidus de culture Co-encadrement avec Alain Brauman (Directeur recherche IRD).

2007-2010 Salwa Hamdi, Thèse de doctorat, école doctorale Sibaghe, Montpellier II. *Vulnérabilité des services écosystémiques des sols tunisiens face aux changements climatiques régionaux : sensibilité de la respiration du sol à la température*. Co-encadrement avec Martial Bernoux (Directeur recherche IRD).

2011 - Sidy Diakhaté, Thèse de doctorat de l'Université Cheik Anta Diop (Sénégal). *Effet des arbustes natifs sur la diversité fonctionnelle des sols de en région soudano-sahélienne*. Encadrement lors de ses séjours en France. Encadrantes principales Lydie Lardy (chargée de recherche IRD), Cécile Villenave (ex-IRD, aujourd'hui Elisol Environnement).

2011 - Marie Benoit, Mémoire d'ingénieur agronome de l'Ecole nationale supérieure d'agronomie et des industries alimentaires de Nancy. *Spatialisation fine de la respiration du sol par imagerie hyperspectrale*. Co-encadrement avec B. Barthès (Ingénieur de recherche IRD).

2013 - Monrawee Peerawat *Impact of rubber plantations on the soil microbiota: case study of a rubber trees chronosequence in Chachoengsao province, Thailand*. Formation continue et échange scientifique entre le Land Development Department thaïlandais et l'IRD.

2013 – Charaf Eddine Sahel, Mémoire de M2 - Master Biologie, Géosciences, Agro-ressources, Environnement, Spécialité Interactions Microorganismes, Hôte, Environnement de l'Université Montpellier II. *Effet du mode de gestion des feuilles d'élagage du palmier à huile sur la matière organique et l'activité microbienne dans un sol tropical*. Co-encadrement avec Didier Blavet (Chargé de recherche IRD).

2013 - Eric Marien Zassi, Mémoire de M2 – Biologie Bioressources, Spécialité Ingénierie biologique pour l'environnement de l'Université Paris Est Créteil Val de Marne (Paris 12). *Stockage de carbone en agroforesterie. Cas de Restinclières (Hérault)*. Co-encadrement avec Rémi Cardinael (doctorant ABIES).

2013 - Théophile Parent, Stage de 2^{ième} année de l'Ecole nationale supérieure des sciences agronomiques de Bordeaux Aquitaine. *Stockage de carbone en agroforesterie. Cas de Restinclières (Hérault)*. Co-encadrement avec Rémi Cardinael (doctorant ABIES).

2014 - Céline Durand, Mémoire IUT Lyon I – Département Génie Biologique. *Etude du stockage de carbone dans le sol et la biomasse aérienne en parcelles agroforestières*. Co-encadrement avec Rémi Cardinael (doctorant ABIES).

2014 - Ornela N'nengue Okoue, Mémoire M2 Géographie et Aménagement, Spécialité Géomatique, Parcours Image. Université Rennes 2. *Caractérisation fine de propriétés du sol par imagerie hyperspectrale*. Co-encadrement avec Claire Marsden (Maître Conférence SupAgro).

2013-2014 Zohra Bounouara, Thèse de doctorat à l'Université 20 Aout 1955, Skikda, Algérie. *Origine et évolution de la matière organique dans les sols sous climats subhumides (Cas de la région de Skikda)*. Directeur de thèse BenSaid Rabah (Université Skikda, Algérie).

Depuis 2012 - Cardinael Rémi, Thèse de doctorat à l'école doctorale ABIES (AgroParisTech). Co-encadrement avec Claire Chenu (Professeur AgroParisTech). *Stockage de carbone et dynamique des matières organiques des sols en agroforesterie sous climat méditerranéen*.

3.2 Action de formations

2008, 2011 et 2012 Cours de 2-3h sur la matière organique dans les sols (Spécialisation Viticulture de Sup Agro 2008 ; master FENEC, Montpellier II, 2011 et 2012).

2011-2013 TD 3h sur la place de l'écologie du sol dans des études de cas (spécialité Production Végétale Durable de Montpellier SupAgro)

2013, 2014 3h Cours, TD sur l'Agroforesterie (spécialité Production Végétale Durable de Montpellier SupAgro)

2013, 2014 TD 1h La diversité microbienne des sols (Formation continue sur l'Ecologie des sols, Montpellier SupAgro).

2014 Formation (3 jours) sur la diversité microbienne des sols et la technique MicroRespTM au Land Development Department (Thaïlande)

2014 Formation (3 jours) sur le fractionnement granulométrique de la matière organique au Land Development Department (Thaïlande)

Participation à des jurys de master 1 et 2 FENEC (Université Montpellier 2) en tant que rapporteur de mémoire d'étudiant en 2010, 2011 et 2012.

4. Animation de la recherche

De 2006-2010 Expert au Département Soutien Formation de l'IRD. Evaluation d'environ 8-10 dossiers par an de demande de bourse de thèse, de formation continue, de séjour chercheur et de bourse de fonctionnement de jeunes équipes associées à l'IRD pour des scientifiques de pays partenaires de l'IRD.

J'effectue en moyenne 4-5 revues d'articles par an pour des journaux de science du sol internationaux (Geoderma, Australian Journal of Soil Research, Soil Biology and Biochemistry, Applied Soil Ecology) et nationaux (Etude et gestion des Sols, Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)).

Depuis 2011, j'ai développé des activités dans la diffusion de la culture scientifique à la fois sur internet sur le site d'Eco&Sols et lors de manifestation envers les scolaires :

- Conception et mise à jour du site web d'Eco&Sols (www.montpellier.inra.fr/ecosols) et du site du projet de recherche PAMPA (<http://www.rime-pampa.net/>) et du site PPR SREC (révision du site en cours, www.ppr-srec.ird)
- Rédaction de plaquettes d'information, d'un projet de recherche (PAMPA), de l'UMR Eco&Sols
- Journée découverte des sciences du sol ou des métiers de la recherche (CE₂, Ecole de Montaud, 2011 ; 1^{ère}S du Lycée Clémenceau Montpellier, 2011; demi-journée de formation continue de

professeurs de Lycées dans le cadre des journées portes ouvertes sur la recherche, 2011 ; 6^{ième} du Collège Bonheur, Trèbes, 2012 ; Fête de la Biodiversité, Esplanade de Montpellier, 2012 ; Fête des Sciences, 2012).

- Rédaction de fiche pédagogique (coloration mycorhize, fabrication rhizobox) (téléchargeable sur www.montpellier.inra.fr/ecosols)
- Co-conception d'un jeu de 7 familles de la vie cachée des sols (Edité par le programme Gessol, financé par le ministère du développement durable et coordonné par l'ADEME) (téléchargeable sur www.gessol.fr). Traduction en anglais en cours.

B Synthèse des recherches - Mécanismes de stockage et de déstockage du C organique des sols

Les matières organiques du sol (MOS) composées à 50% de carbone, parfois noté C organique, sont un mélange de composés issus d'organismes vivants. Ces matières plus ou moins complexes et incorporées ou non aux particules minérales du sol sont en perpétuel renouvellement. Le stock de MOS est alimenté en permanence à la fois par les organismes végétaux et animaux morts et par des matières organiques variées issues du métabolisme d'êtres vivants, comme les exsudats racinaires, les métabolites microbiens ou le mucus de vers de terre. Dans la plupart des agroécosystèmes, l'essentiel des apports organiques est d'origine végétale (chute de feuilles, résidus de culture, amendements organiques, racines). Ces débris végétaux sont ensuite décomposés et mélangés au sol sous l'action de la faune du sol et des microorganismes (bactéries, champignons). Les MOS mélangées au sol sont ainsi soit des fragments de débris végétaux reconnaissables à l'œil nu ou à la loupe, soit une matière amorphe, colloïdale, liée aux particules minérales du sol comme les argiles.

Les MOS déterminent de nombreuses propriétés édaphiques : elles sont sources de nutriments pour les plantes, elles influencent la structure du sol, la sensibilité du sol à l'érosion et sa capacité à retenir l'eau. D'un point de vue environnemental, elles sont un puits ou une source de gaz à effet de serre selon les conditions (climat, mode d'occupation et gestion des terres). Elles sont aussi la base énergétique et trophique de la biodiversité du sol. La compréhension des mécanismes de stockage et de déstockage des MOS est donc une question cruciale tant pour des objectifs de durabilité des systèmes de culture, dont la fertilité des sols, que pour des objectifs environnementaux, dont la réduction des gaz à effet de serre.

Depuis 2000, mes recherches se sont intéressées principalement au stockage des matières organiques dans les sols, plus précisément sur les processus de stabilisation du C organique dans les sols. Ces dernières années avec la problématique du changement climatique, mes travaux de recherches se sont orientés vers la question de la vulnérabilité¹ de ces processus de stabilisation face à une augmentation de température. Ainsi ce mémoire traite de l'influence du type de sol, de la structure du sol, de la température et de l'humidité sur la stabilisation du C organique des sols (Figure 1).

¹ La vulnérabilité est le degré de sensibilité, de fragilité d'un système face à un stress en absence de capacité d'adaptation (*Turner* 2010)

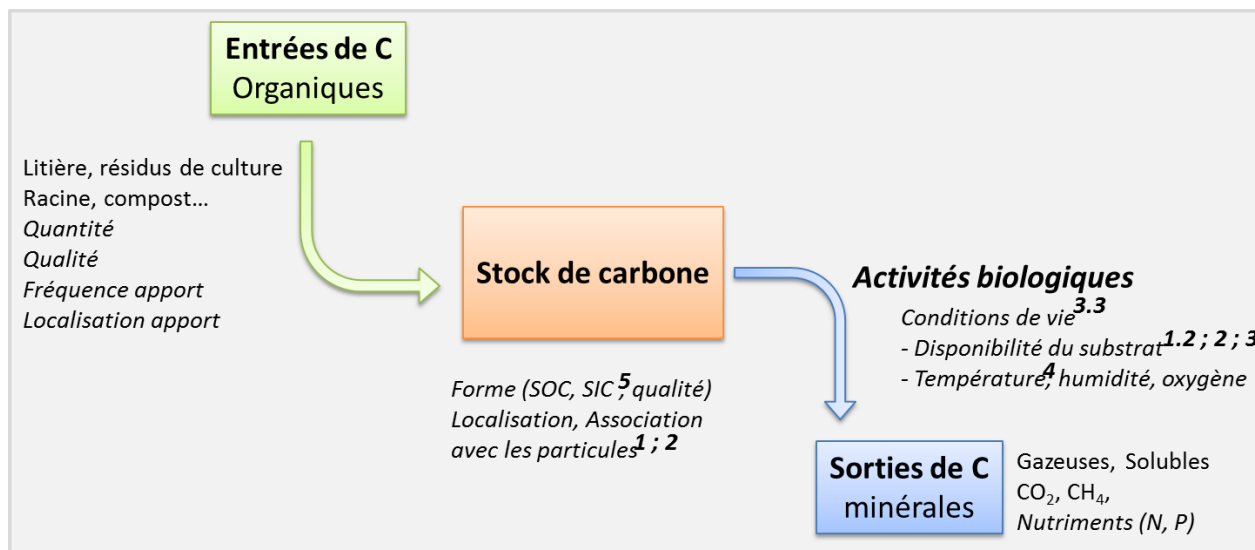


Figure 1 Schéma synthétisant la dynamique du C organique dans le sol et la place de mes différents travaux de recherche dans cette dynamique. Les numéros en gras correspondent aux chapitres de la partie B-synthèse des recherches.

Les principaux mécanismes impliqués dans la stabilisation du C organique du sol sont des processus chimiques (nature chimique des MOS), physiques (température, humidité, structure du sol) et physico-chimiques (liaisons physico-chimiques entre le C organique et les particules minérales du sol) (Lützow *et al.*, 2007). La stabilisation des molécules organiques dépend de la taille de la molécule, de sa polarité, des groupes chimiques qu'elles contiennent. Il n'existe pas toujours dans le sol les enzymes capables de dégrader ces molécules souvent hyper condensées. Cette stabilisation chimique est mal connue. Selon les auteurs, le type de sol et le type d'analyse, elle représenterait de 5 à 65 % du C total du sol et durerait de 500 ans à plusieurs milliers d'année (Paul *et al.*, 2001; Yang *et al.*, 2004; Gleixner *et al.*, 2002). Cependant, plusieurs études montrent qu'il y a un continuum de valeur de taux de renouvellement des molécules indépendamment de leur structure chimique (Gleixner *et al.*, 2002). Bien que vitesse de minéralisation et qualité biochimique des résidus de culture apportées au sol soient corrélées (Amato *et al.*, 1984; Recous *et al.*, 1995; Sall *et al.*, 2003), divers travaux mettent en évidence l'importance de la phase minérale et de la localisation des résidus -en surface ou enfouis- sur leur minéralisation à long terme (>100 jours) (Abiven *et al.*, 2005; Coppens *et al.*, 2007). Le taux de renouvellement des molécules organiques n'est donc pas uniquement dépendant de leur structure chimique, il dépend aussi de la localisation des molécules dans les sols : associées à des particules d'argile, au sein de la porosité fine ou au sein d'agrégat. Les hypothèses avancées pour expliquer le ralentissement de la minéralisation du C organique en CO₂ sont (i) une inaccessibilité du C organique aux décomposeurs quand celui-ci est lié aux argiles ou localisé dans des pores où la microflore n'a pas accès (Stotzky 1986; Ruamps *et al.*, 2011), (ii) des conditions hydriques et d'aération impropres à la décomposition (Sextstone *et al.*, 1985), (iii) l'absence d'une population microbienne adéquate dans les agrégats. En plus des caractéristiques biochimiques des apports organiques, le type de sol, sa minéralogie sa texture et sa structure déterminent aussi la dynamique du C organique (Feller *et Beare* 1997; Six *et al.*, 2004). L'étude des processus physiques et physico-chimiques de stabilisation du C organique est donc essentielle pour comprendre la dynamique des stocks organiques des sols.

La température et l'humidité du sol déterminent aussi les vitesses de dégradation des MOS (Lloyd et Taylor 1994; Rodrigo et al., 1997). Cette problématique ancienne est à nouveau d'actualité dans le contexte de l'étude de la vulnérabilité des stocks organiques des sols aux changements climatiques, tels que l'augmentation des températures moyennes, la modification des régimes de pluies et la fréquence accentuée des événements extrêmes.

Mes travaux de recherches se sont donc focalisés sur ces facteurs de contrôle de la minéralisation du C organique des sols, essentiellement des sols tropicaux et méditerranéens. Ces travaux, majoritairement des mesures de laboratoire, ont cherché à mettre en évidence ces processus et leurs déterminants, à les quantifier et les expliquer. Ainsi, les principaux questionnements des travaux de recherche réalisés ont été de déterminer si les argiles de sol étaient capables de fixer du C organique nouvellement apporté dans le sol, de déterminer si la structure du sol pouvait limiter la minéralisation du C organique, et en quelle mesure cette limitation était directement corrélée à la présence d'agrégats du sol. Dans un second temps ma principale question de recherche a été de quantifier la déstabilisation du C du sol et du C protégé au sein des agrégats par une augmentation de température. Ces travaux se sont ensuite élargis aux formes inorganiques du C du fait d'interactions complexes entre C organique (SOC) et C inorganique (SIC) dans les sols carbonatés. Mes travaux et les principaux résultats seront exposés selon ce cheminement.

1. Stabilisation des MOS associées aux argiles de sol

1.1 Mise en évidence de la stabilisation d'une protéine liée aux argiles de sol

La stabilisation de C organique par les argiles de sol a été étudiée spécifiquement sur une protéine insecticide. L'objectif de ces travaux au sein de l'équipe de Claire Chenu (Inra Versailles) et en collaboration avec un chercheur Zimbabwéen (Pardon Muchaonyerwa) était d'évaluer la persistance dans des sols tropicaux (Vertisol, Oxisol, Alfisol) d'une protéine insecticide contre les coléoptères produite par des organismes génétiquement modifiés ayant intégré un gène de *Bacillus thuringiensis tenebrionis* - la protéine Btt.

La réalisation d'isothermes d'adsorption de la protéine Btt a montré que les sites d'adsorption de la protéine sont d'abord les argiles puis les limons et les matières organiques particulières. La protéine se lie plus facilement aux argiles de type 2:1 qu'aux argiles de type 1:1 (Figure 2). La rétention de la protéine, après 3 lavages successifs, est de 80% lorsqu'elle est adsorbée sur les argiles issues de Vertisol ou d'Oxisol contre 50% lorsqu'elle est adsorbée sur des argiles issues d'Alfisol (Muchaonyerwa et al., 2006). L'adsorption des protéines sur les surfaces argileuses dépend donc de la nature de l'argile, de ses propriétés de surface.

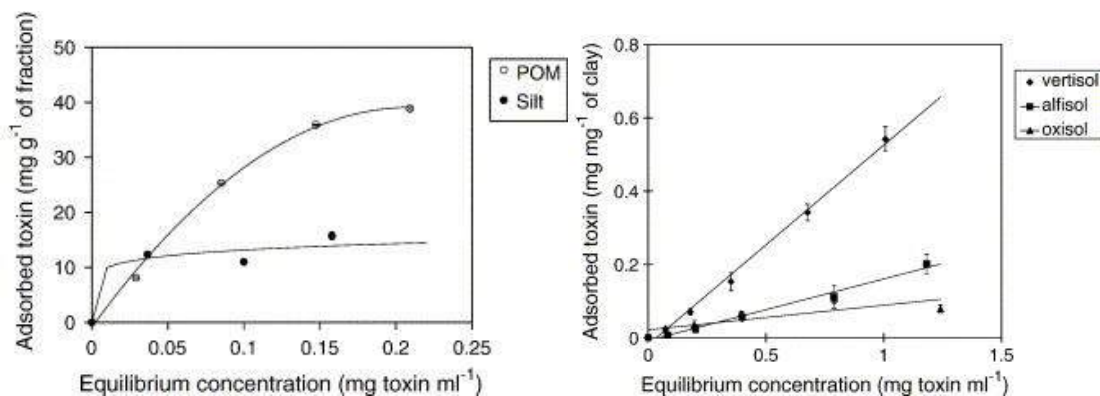


Figure 2 Les sites d'adsorption de la protéine Btt ont pu être localisés grâce à des isothermes d'adsorption de la protéine sur chacune des fractions de sol (Muchaonyerwa et al., 2006) POM: Particulate Organic Matter, i.e. matière organique particulaire ou débris végétaux >50 μm .

L'adsorption de la protéine sur les surfaces argileuses peut expliquer la persistance de la protéine dans l'environnement. Cette hypothèse a été testée au laboratoire sur des argiles, des smectites issus d'un vertisol (Chisumbanje, Zimbabwe). Les argiles ont été obtenues grâce à un fractionnement granulométrique du sol dans l'eau sans destruction de la matière organique. L'adsorption de protéine est réalisée par agitation dans un mélange solution protéine/suspension d'argile. La dégradation de la protéine est suivie indirectement par des mesures de croissance microbienne dans une suspension d'argile plus protéine. La seule source de carbone de la suspension est la protéine. S'il y a dégradation de la protéine par les microorganismes du sol, il y a croissance microbienne.

Des suivis de croissance microbienne dans des suspensions d'argile plus ou moins riches en argiles mais contenant la même quantité de substrat carboné ont été réalisés. Selon la nature du substrat (Leucine, Bovine Serum Albumine et protéine insecticide) et la quantité d'argile dans la suspension, la ressource carbonée du milieu est plus ou moins adsorbée par les argiles (Figure 3) et donc plus ou moins disponibles à la microflore. La croissance microbienne décroît en présence d'argile. Cette décroissance est d'autant plus forte que le substrat est lié aux particules argileuses (Figure 4). La leucine qui ne s'adsorbe pas sur les argiles permet une croissance microbienne quasiment identique qu'il y ait des argiles ou non dans le milieu. Lorsque la seule source carbonée du milieu est la BSA ou la Btt, protéines qui s'adsorbent sur les argiles, la croissance microbienne décroît en présence d'argile. La biodégradation de la protéine est donc diminuée en présence d'argile, pour 10% à cause de modification physiologique des bactéries en présence d'argile et pour 90% à cause de la liaison argile-substrat (Chevallier et al., 2003).

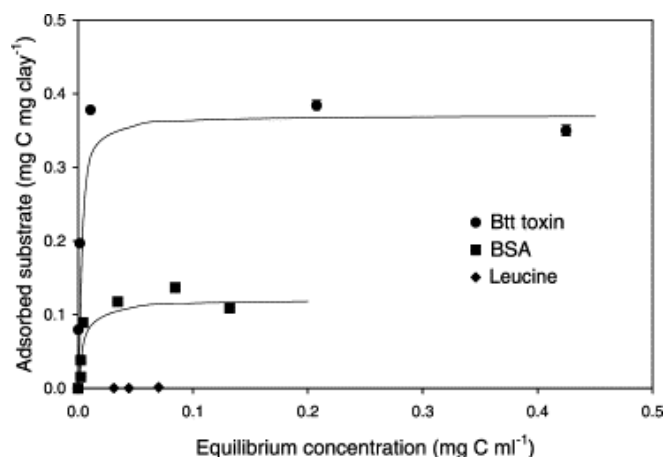


Figure 3 Equilibre d'adsorption de trois substrats carbonés (Leucine, Bovine Serum Albumine et une toxine issue de *Bacillus thuringiensis tenebrionis* (Btt)) sur des argiles issues d'un vertisol. La leucine n'est pas adsorbée contrairement à la protéine Btt.

Il existe donc bien une protection physico-chimique de molécule organique par adsorption sur des argiles de sol. Les microorganismes n'ont pas accès à la ressource carbonée quand celle-ci est associée aux argiles. Plusieurs hypothèses sont avancées : (i) les particules argileuses inhibent l'activité des enzymes extracellulaires impliquées dans la dégradation des protéines (Quiquampoix 2000), et/ou (ii) les protéines adsorbées ne sont pas disponibles aux microorganismes (Koskella et Stotzky 1997). Il semble toutefois que la protéine Btt ne s'intercale pas dans les feuillets d'argile et ne change pas de conformation une fois liée aux argiles (Tapp et al., 1994) au moins dans les conditions d'expérimentation, i.e. à pH 7.

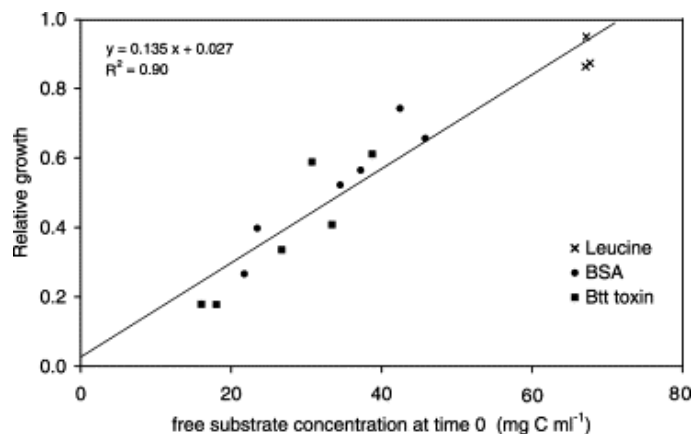


Figure 4 Ratio de croissance microbienne en présence d'argile / croissance microbienne en absence d'argile. Un ratio de 1 indique une croissance microbienne identique en présence ou en absence d'argile dans le milieu de croissance (cas de la leucine qui ne s'adsorbe pas sur les argiles). Un ratio de 0,2 montre une forte diminution de la croissance microbienne en présence d'argile (cas de la Btt qui s'adsorbe fortement sur les argiles).

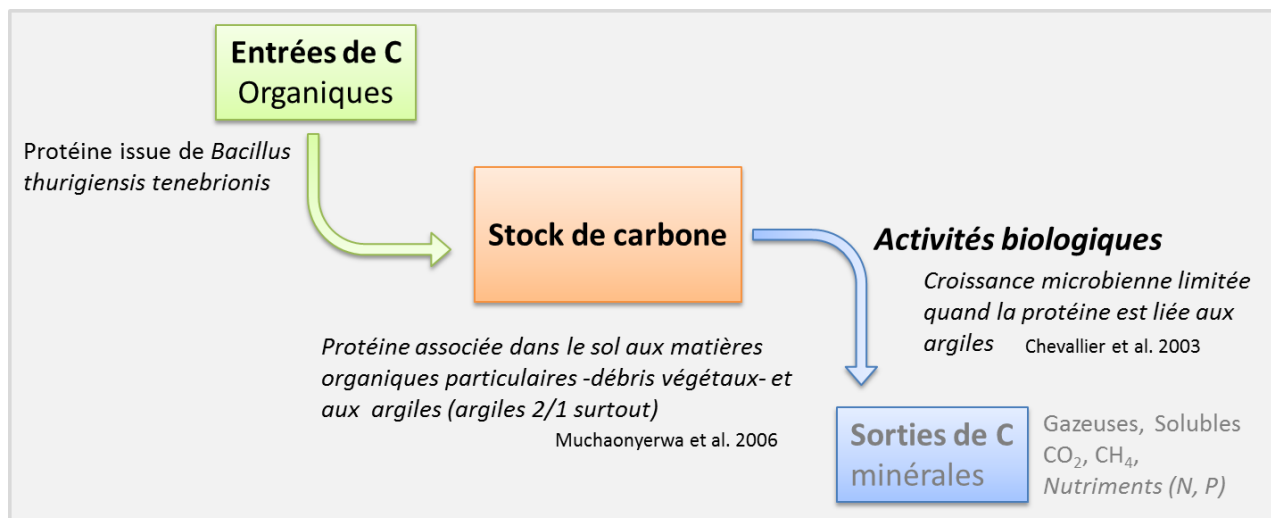


Figure 5 Schéma de conclusion sur la mise en évidence de la stabilisation d'une protéine liée aux argiles

1.2 Quantification du stockage de C organique du sol associé aux argiles

La stabilisation des MOS par les argiles est une propriété bien étudiée *e.g.* (Ludwig et al., 2003; Kleber et al., 2007). Les teneurs en C des sols et les teneurs en argile sont corrélées positivement (Feller et Beare 1997). Le taux de renouvellement des MOS associées aux argiles est inférieur (20-50 ans) à celui des MOS grossières sous forme de débris végétaux (10 ans) (Buyanovsky et al., 1994; Feller et Beare 1997; Romkens et al., 1999; Golchin et al., 1995b). Lors d'une mise en culture d'un sol de forêt les MO libres sont plus affectées par la mise en culture que les MO liées et deviennent peu abondantes (Chenu et Plante 2006).

Ceci s'explique par une stabilisation physico-chimique, comme on l'a vu dans le cas de la protéine Btt sur les argiles de sol. Il s'agit des processus d'adsorption des MO sur les surfaces minérales, de modification de forme des molécules organiques du fait de liaisons électrostatiques avec les particules minérales, les argiles et des oxyhydroxydes métalliques. Chenu et Plante (2006) ont aussi observé en microscopie que cette MO liées aux argiles pouvaient être des micro-agrégats organo-argileux, de taille nanométrique à micrométrique. Polycondensées ou adsorbées sur les surfaces minérales, ces MOS sont non reconnues par les enzymes et ne sont pas dégradées. De plus les enzymes et la microflore peuvent elles-mêmes être liées et inactives (Stotzky 1986; Chenu et Stotzky 2002). Il a ainsi été montré que des MOS stabilisées par des particules minérales pouvaient être des composés intrinsèquement facilement minéralisables comme des polysaccharides ou des produits dérivés de protéines (Gleixner et al., 2002; Marschner et al., 2008; Rillig et al., 2007; Mikutta et al., 2006). Mes travaux de recherche reposent sur cette théorie de la stabilisation du C organique et ont cherché à quantifier le stockage de carbone dans les sols sous forme organo-argileuse selon l'occupation et le mode de gestion du sol : Est-ce que le changement d'occupation du sol ou l'augmentation d'apports organiques au sol permet un stockage de C stable dans le sol, un stockage de C sous forme organo-argileuse ?

La technique de fractionnement granulométrique de la matière organique permet, après dispersion maximale du sol dans l'eau, de séparer le sol en différentes classes granulométriques (>200 µm, 50-200 µm, 20-50 µm, 2-20 µm et < 2µm) sans détruire la matière organique (*Christensen 1996; Feller 1995*). L'analyse de la matière organique associée aux fractions obtenues caractérise la nature et la répartition du stock organique du sol. Le C organique peut être sous forme de débris végétaux peu décomposés, c'est-à-dire sous forme de fragments reconnaissables à l'œil nu ou à la loupe et au C/N élevé (20-30), et sous forme de matière organique amorphe liée aux particules minérales du sol, c'est-à-dire de MO décomposée par les microorganismes et au C/N faible (8-12).

Cette technique de fractionnement granulométrique de la matière organique est utilisée afin de quantifier les formes de stockage de C suite à des augmentations d'entrées de C organique dans les sols. Ces entrées de C organique sont dues soit à une végétation produisant plus de biomasse restituée au sol (prairie, présence d'arbre) soit à des amendements organiques réguliers (compost, déchets verts). Ces résultats ont été acquis dans le cas de co-encadrement de stagiaire (M2) ou de thésard. Quelques-uns des résultats sont résumés dans le tableau 1 et montrent que le stockage de carbone lié aux argiles est de l'ordre de 10 à 40 % du stockage de C total. Il n'y a pas de déterminants majeurs qui se dégagent de ces études, ni la quantité d'argile, ni la quantité ou la qualité des apports organiques.

Tableau 1 Stockage de carbone suite à une augmentation des apports organiques sur le sol. Quantification globale du stockage et dans la fraction organo-argileuse.

Apports organiques	Type de sol	Stockage total de carbone	Stockage de C associé aux particules d'argile
5 ans de prairie fertilisée et irriguée	Vertisol (Martinique) 50% d'argile	8.3 gC kg ⁻¹ sol sur 0-10 cm	3.1 gC kg ⁻¹ sol sur 0-10 cm (37% du stockage de C)
5 ans d'amendements organiques: 6 tC ha ⁻¹	Fluvisol (Méditerranée) 11 % argile	8.3 tC ha ⁻¹ sur 0-30 cm	2 tC ha ⁻¹ sur 0-30 cm (24 % du stockage de C)
9 ans de restitutions de palme d'élagage	Ferralsol (Bénin) 10 % argile	10 gC kg ⁻¹ sol sur 0-5 cm	2 gC kg ⁻¹ sol sur 0-5 cm (20 % du stockage de C)
18 ans d'agroforesterie sur la ligne d'arbre	Fluvisol (Méditerranée) 20% d'argile	15 tC ha ⁻¹ , 12 gC kg ⁻¹ sol sur 0-10 cm	1.3 gC kg ⁻¹ sol sur 0-10 cm (11 % du stockage de C)

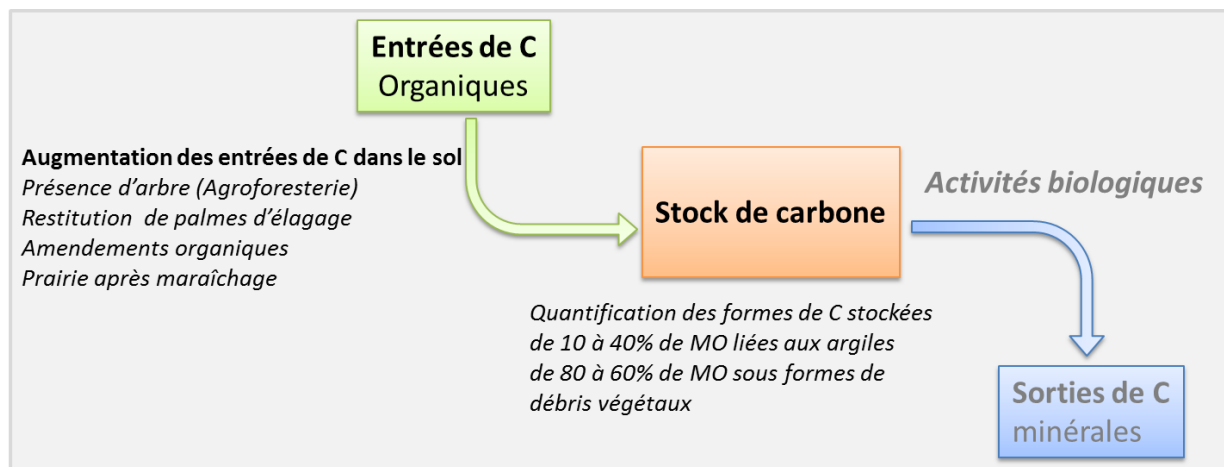


Figure 6 Schéma de conclusion sur la quantification du stockage de C organique du sol associé aux argiles

2. Stabilisation du C organique dans la microstructure du sol, cas des andosols de la Martinique

Les andosols sont des sols jeunes d'origine volcanique contenant des allophanes. Les allophanes sont des minéraux, des silicates d'aluminium, mal cristallisés ou amorphes et fortement hydratés. Les andosols se développent sur des projections volcaniques dans un climat tempéré ou chaud et humide (par exemple Japon, Antilles, Costa Rica ou îles Canaries). La présence d'allophane et de peu d'argile cristallisée dans ces sols leur confèrent des caractéristiques physico chimiques particulières. L'une de ces caractéristiques est leur capacité exceptionnelle à fixer le carbone organique (Batjes 1996; Feller *et al.*, 2001; Torn *et al.*, 1997). Batjes (1996) estime ces stocks à 25 kgC m^{-2} dans le premier mètre de sol contre autour de 11 kgC m^{-2} pour d'autres sols tropicaux (Vertisols, Ferralsols).

Plusieurs mécanismes sont proposés pour expliquer la forte stabilisation du C organique dans les andosols. Un pH acide, la toxicité de l'aluminium en forte proportion dans ce type de sol, la formation de complexes organo-minéraux ou de complexes métal-C organique-argile, la précipitation et des liaisons entre la MO et les surfaces minérales sont souvent cités pour expliquer la stabilisation du C organique dans les andosols (Boudot *et al.*, 1986; Percival *et al.*, 2000; Scheel *et al.*, 2007; Mikutta *et al.*, 2005; Woignier *et al.*, 2005). Ainsi sur une gamme d'andosols de la Martinique il a été montré qu'il y avait bien une corrélation significative entre surface spécifique, teneur en allophane et teneurs en C organique (Figure 7). D'autres mécanismes ont été mis en avant comme la protection au sein d'agrégats eux-mêmes stabilisés par les liaisons électrostatiques entre Al, argile et C organique (Huygens *et al.*, 2005). Le C organique inclus dans ces agrégats de petites tailles $-10 \mu\text{m}-$ est difficilement accessible aux décomposeurs. De plus ces agrégats souvent saturés en eau sont un environnement défavorable à la minéralisation du C organique (Buurman *et al.*, 2007). Dans le même ordre d'idée, la localisation des molécules organiques dans un réseau poral (10-1000 nm) qui limite la diffusion du dioxygène et des enzymes, ralentit la dégradation de la matière organique et favorise alors sa stabilisation (Mayer 1994a; Zimmerman *et al.*, 2004; McCarthy *et al.*, 2008).

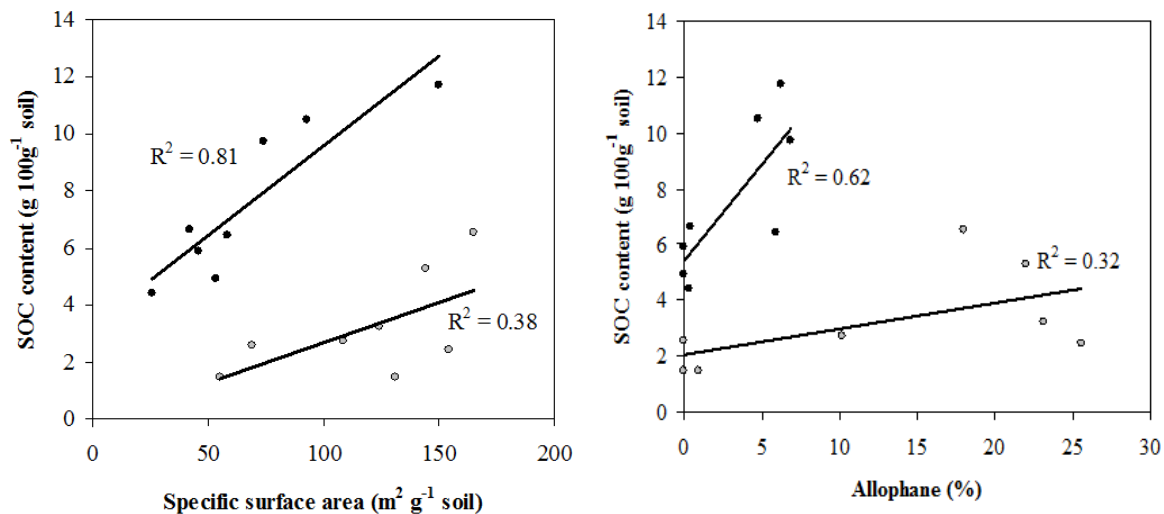


Figure 7 Corrélation entre la teneur en C organique du sol (SOC) et la surface spécifique des minéraux (Figure de gauche). Corrélation entre la teneur en SOC et la teneur en allophane (Figure de droite). Les points noirs correspondent aux échantillons de sol de l'horizon A - surface- et les points gris aux échantillons de l'horizon B. Chevallier et al. (2010)

Nos travaux de recherche ont approfondi cette dernière hypothèse, appelée 'mesopore protection' (Mayer 1994b) et basée sur la localisation du C organique dans la structure particulière de ce sol. Des andosols de la Martinique plus ou moins riches en allophane ont été caractérisés en termes de surface spécifique des minéraux, et en termes d'agrégation à une échelle fine (nm). Ces travaux ont été réalisés en collaboration avec Thierry Woignier (CNRS), physicien spécialiste des matériaux et plus particulièrement des gels. Il a été ainsi montré que les allophanes se comportaient comme des gels. Ils s'agrègent en une structure fractale de particules élémentaires de 3 nm et d'agrégats de 8 à 10 nm de diamètre (Woignier et al., 2005). Ces agrégats s'associent à leur tour pour former des agrégats plus gros de 10 à 60 nm et forment ainsi un important volume mésoporal dont les pores sont de 3 à 50 nm de diamètre (Figure 8).

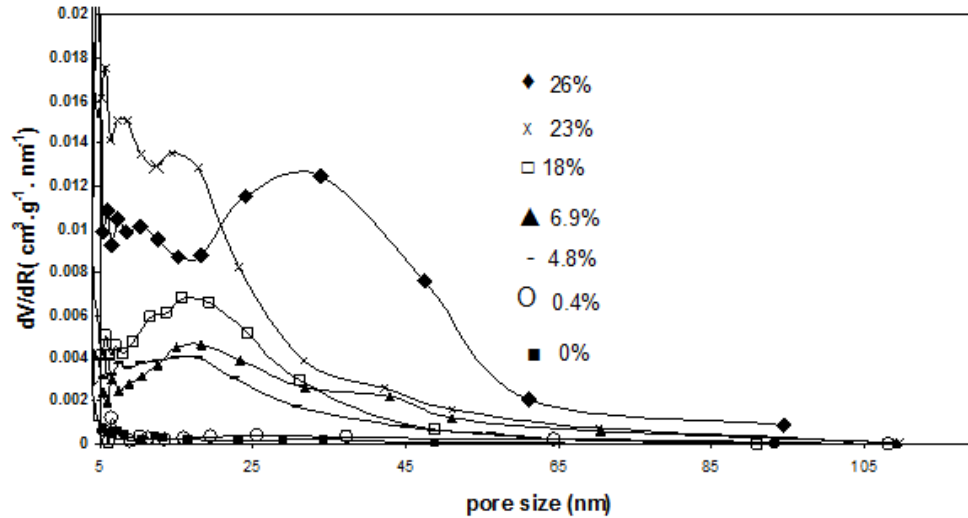


Figure 8 : Distribution de la taille et du volume des pores de sols de teneur en allophane différentes. Sols provenant d'horizon A : 0.4; 4.8 et 6.9 % d'allophane. Sols provenant d'horizon B : 18; 23 et 26% d'allophane. Chevallier et al. (2010)

La taille des clusters d'agrégats (ξ) et le volume poral associé dépendent de la teneur en allophane (Figures 9). Ce type d'agrégation fractale conduit à une microstructure similaire à un labyrinthe tortueux. La caractérisation de la tortuosité du labyrinthe est appréciée par le ratio de la taille de l'agrégat, ξ , sur la taille de la particule élémentaire qui compose cet agrégat, a . La taille de la particule élémentaire est constante et la taille des agrégats d'allophane augmente avec la quantité d'allophane (Figure 9), donc la tortuosité du réseau mésoporal augmente avec la teneur en allophane du sol. Des mesures de biodisponibilité de la matière organique montrent que celle-ci décroît avec la tortuosité du réseau mésoporal des andosols étudiés. La diffusion des fluides dans ce réseau mésoporal étant réduite (Chevallier et al., 2008), la matière organique adsorbée ou incluse dans ce réseau est faiblement disponible aux microorganismes et/ou aux enzymes. Elle est donc en partie stabilisée (Figure 10).

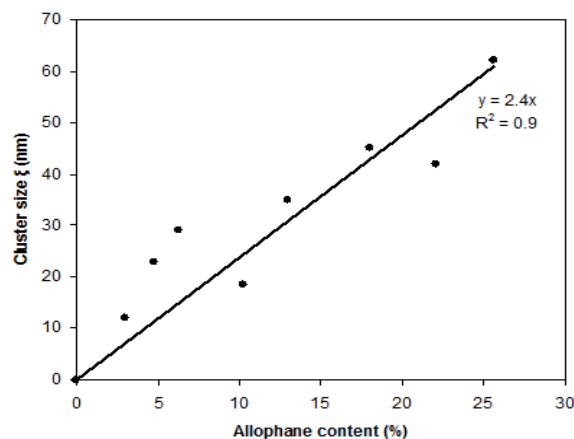


Figure 9: Corrélation entre la taille des clusters d'agrégat d'allophane (ξ) avec la teneur en allophane

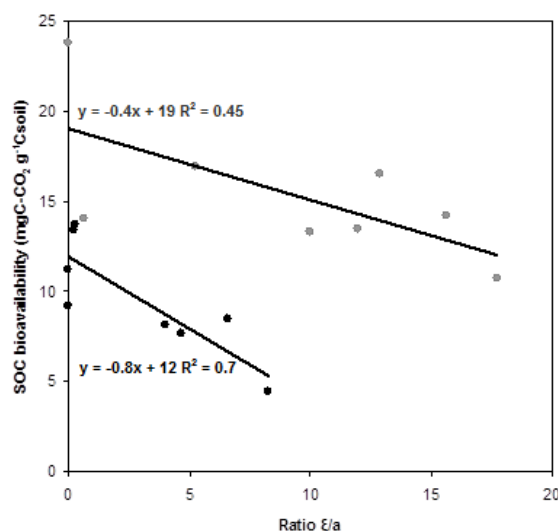


Figure 10 : Relation entre la bio disponibilité du carbone du sol (SOC) exprimée en $\text{mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ C sol}$ et la structure fractale représentée par le ratio ξ/a , où ' ξ ' est la taille des clusters d'agrégats élémentaires et ' a ' est la taille des agrégats élémentaires. Les points représentent les échantillons de sol de l'horizon A et les points gris de l'horizon B. Chevallier et al. (2010)

L'hypothèse selon laquelle la localisation de C organique dans un réseau mésoporal (3-50 nm) d'autant plus tortueux que la teneur en allophane du sol est élevée, dans un réseau saturé en eau et dans lequel la diffusion d'O₂ et d'enzyme serait défavorable à la minéralisation de C organique est séduisante. Néanmoins, aucune observation directe de C organique dans cette structure n'a été réalisée. Les autres explications précédemment citées (teneur en aluminium élevé, pH acide, complexes metal-C organique-argile) restent valables et c'est sans doute l'ensemble de ces processus qui explique la stabilité du C organique dans les andosols.

Ces mécanismes de stockage de C et la connaissance de la distribution des allophanes dans le sols sont donc essentiels pour comprendre la distribution spatiale du carbone à l'échelle du paysage (Kinoshita et al., Soumis). Une étude en cours au Costa Rica sur la variabilité spatiale des stocks de C à l'échelle d'un bassin versant (1 km²) à couvert homogène de café ombragé par érythrine a montré que la forte variabilité des teneurs en carbone en surface (de 100 à près de 500 tC ha⁻¹ sur 1m de profondeur) est davantage expliquée par les teneurs en allophane des sols que par les entrées de carbone dans le sol (LAI, Leaf Area index, proximité des arbres d'ombrage, densité racinaire, intensité des chutes de litières). Cette étude se fait en collaboration avec Olivier Roupsard (CIRAD, UMR Eco&Sols), Alain Albrecht (IRD, UMR Eco&Sols) et un étudiant (Stage de césure ENSAIA-Nancy de Florian Guidat).

Malgré un stock de C organique très élevé, il semble que ce type de sol n'ait pas un potentiel de stockage de carbone plus élevé que d'autres types de sol. Le potentiel de stockage est apprécié par la différence de stock de carbone du sol entre un sol occupé par une végétation permanente et un sol cultivé en continu depuis plusieurs années (Feller et al., 2001). La stabilité du C organique exceptionnelle dans ces sols s'appliquerait donc surtout à du C organique stocké depuis longtemps. Les taux de C organique élevé

des andosols est ainsi surtout constitué de C organique ancien (Parfitt *et al.*, 2002; Basile-Doelsch *et al.*, 2005; Torn *et al.*, 1997). La mise en culture en plus de modifier les restitutions végétales dans les sols pourrait également assécher les andosols, modifier la microstructure du sol, la diffusion d'O₂ et à long terme favoriser la minéralisation de la matière organique stockée dans ces sols. La vulnérabilité des énormes stocks de carbone des andosols à la modification du climat (sécheresse surtout) et aux changements de gestion (occupation du sol) serait donc à étudier spécifiquement.

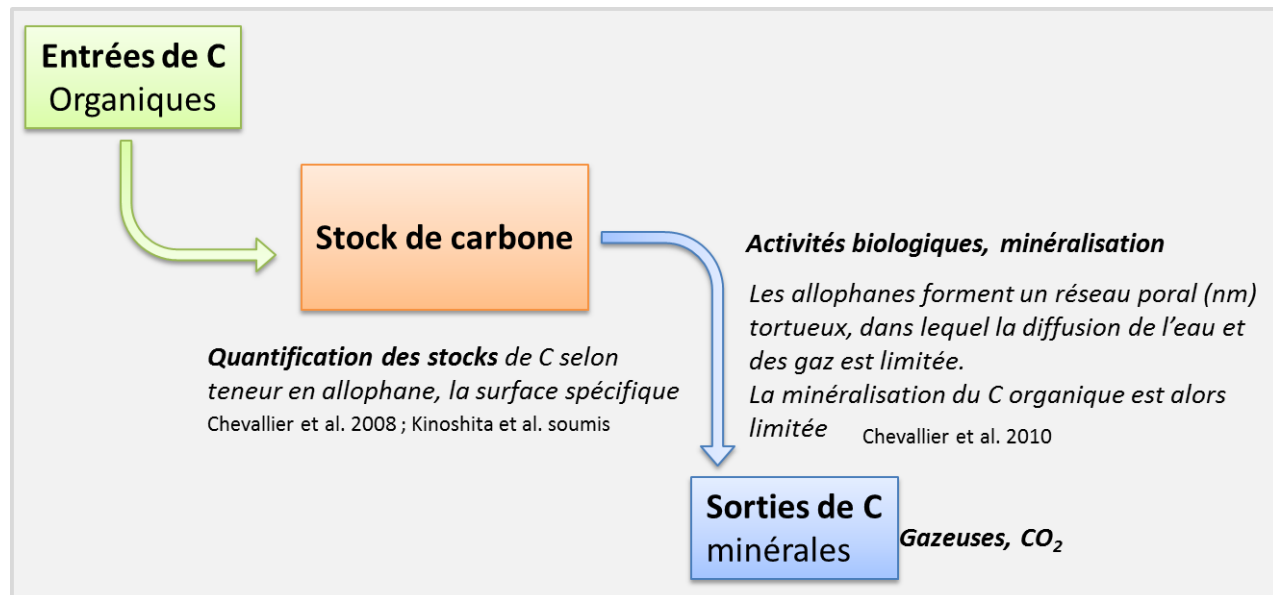


Figure 11 Schéma de conclusion sur la stabilisation du C organique dans la microstructure du sol.

3. Stabilisation du C organique dans la macrostructure du sol

Structure du sol et dynamique des MOS interagissent. Les agrégats sont des assemblages de particules minérales et organiques. Ces agrégats sont définis selon leur taille et leur stabilité face aux agressions notamment de l'eau et du temps. Il y a interaction entre le taux de C organique et l'agrégation du sol car d'une part le C organique participe à la formation et la stabilisation des agrégats (Tisdall *et Oades* 1982) et d'autre part les agrégats protègent en partie le C organique localisé en leur sein (Balesdent *et al.*, 2000; Six *et al.*, 2004). Je me suis intéressée uniquement aux agrégats de taille comprise entre 200 µm et 2 mm et aux processus de stabilisation de C organique dans les agrégats, c'est-à-dire aux processus physiques de ralentissement de la minéralisation du C organique dans les agrégats. Ces processus sont décrits comme :

- (i) Une inaccessibilité du substrat aux décomposeurs (adsorption sur des argiles, localisation dans des pores où la microflore n'a pas accès (Mayer *et al.*, 2004)).
- (ii) des conditions hydriques et d'aération impropres à la décomposition (non oxygénation au sein des agrégats même si le sol est bien aéré en globalité (Sextstone *et al.*, 1985))
- (iii) une MO au sein des agrégats hydrophobes (Chenu *et al.*, 2000; Goebel *et al.*, 2005) ce qui limiterait sa minéralisation (Goebel *et al.*, 2005).

(iv) Une absence de population microbienne adéquate dans l'agrégat (l'organisation des particules minérales et organiques au sein des agrégats modifie l'abondance, la distribution et l'activité des microorganismes (Elliott 1986; Gupta et Germida 1988; Kabir et al., 1994; Tiedje et al., 1984).

Mon travail de recherche a été focalisé à la fois sur la mise en évidence de la protection physique du C organique des agrégats de sol contre sa minéralisation et sur l'explication de cette protection par un microenvironnement particulier au sein des agrégats.

3.1 Mise en évidence et quantification du pool de C protégé dans les agrégats du sol

L'inaccessibilité aux décomposeurs du substrat localisé à l'intérieur d'agrégats de sol peut être levée par une destruction physique de ces agrégats. Une expérimentation classique d'incubation de sol en laboratoire est le broyage du sol et la mesure du surplus de minéralisation qui l'accompagne (Balesdent et al., 2000; Gupta et Germida 1988). Les émissions de CO₂ issues de la minéralisation du C organique peuvent être jusqu'à 2,3 fois plus élevées après broyage du sol (Chevallier et al., 2004). Après un court paragraphe sur la signification exacte de ce surplus de minéralisation et sur l'optimum d'humidité du sol pour évaluer les quantités de C organique protégé, nous discuterons de ces quantités de C protégé dans les macro-agrégats de sol (>200 µm).

2.1.1 Réflexions méthodologiques

La surminéralisation liée au broyage peut être due à la déprotection de C organique inclus dans les agrégats mais aussi au broyage de résidus végétaux devenus alors plus facilement décomposables (Balesdent et al., 2000). Il a été montré que même si cette éventualité est possible, le broyage concomitant des résidus de végétaux lors du broyage des échantillons de sol ne conduisait pas à une surestimation de l'estimation de la quantité de C organique protégée (Bossuyt et al., 2002; Chevallier et al., 2011a) (Figure 12).

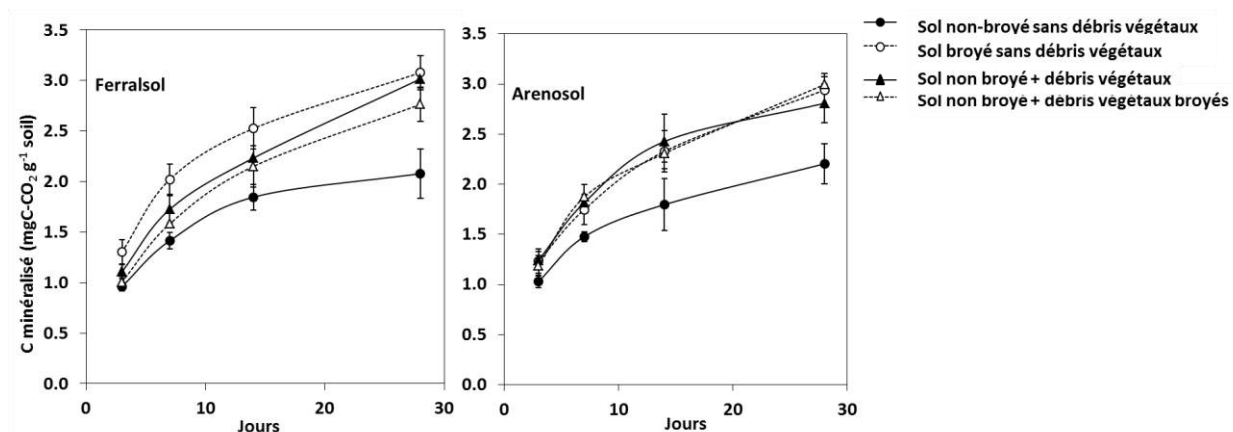


Figure 12 Effet du broyage de résidus végétaux sur les valeurs de CO₂ cumulées (mg C-CO₂ g⁻¹ sol) lors d'une incubation de sol broyé (0–200 µm) et non broyé (0–2000 µm) sur 28 jours et sur deux types de sol différents. L'ajout de résidus végétaux broyés ou non broyés conduit à une même augmentation des émissions de CO₂. Le sol débarrassé de ces débris végétaux émet davantage de CO₂ lorsqu'il est broyé (Chevallier et al. 2011).

Pour une même quantité d'eau, le potentiel de l'eau et donc sa disponibilité aux microorganismes est par ailleurs modifié par le broyage du sol. Je me suis intéressée à l'effet de l'humidité du sol dans l'estimation du C organique protégé dans les agrégats de sol > 200 µm dans cinq sols tropicaux (Arenosol, deux Ferralsols, Nitisol et Vertisol). Le broyage de ces cinq sols à 200 µm conduit à une augmentation (x 0.9 à x 2.4) de la respiration du sol sur 28 jours d'incubation. L'humidité du sol influence l'estimation de la quantité de C organique protégé dans les agrégats seulement dans les sols dont la quantité de C organique protégé est élevée (Ferralsol) et dans les sols de faible stabilité structurale (Vertisol). Il est nécessaire de réaliser les incubations de sol broyé et non broyé au même potentiel de l'eau (-0.01 MPa) (Chevallier *et al.*, 2011b).

2.1.2 Quantité de C protégé dans les agrégats de sol

L'augmentation des stocks de C organique suite à une augmentation des entrées de C organique dans le sol (ex. restitutions végétales plus élevées, par exemple mulch, compost et/ou voie racinaire) s'accompagne généralement d'une augmentation du taux d'agrégats stables (Blanchart *et al.*, 2004; Angers 1992). Les quantités de C protégé dans la structure du sol sont alors elles aussi plus élevées. Une prairie installée après un maraîchage sur un Vertisol montre ainsi des quantités de C protégé dans les macro-agrégats (agrégats > 200 µm) plus élevées que ce qui existait dans le maraîchage ($0,60 \pm 0,16$ gC kg⁻¹ sol vs $0,15 \pm 0,05$ gC kg⁻¹ sol, Chevallier *et al.* 2004). De même il a été montré sur 200 sols variés (Tunisie, France) que les quantités de C protégé dans les agrégats du sol étaient corrélées positivement aux quantités de C dans le sol (Figure 13, Chevallier *et al.* soumis). Globalement le C organique protégé de la minéralisation dans les agrégats ne représente que 1 à 2 % de la teneur en C total du sol mais 16 à 40 % du C minéralisable (Chevallier *et al.*, 2004; Balesdent *et al.*, 2000).

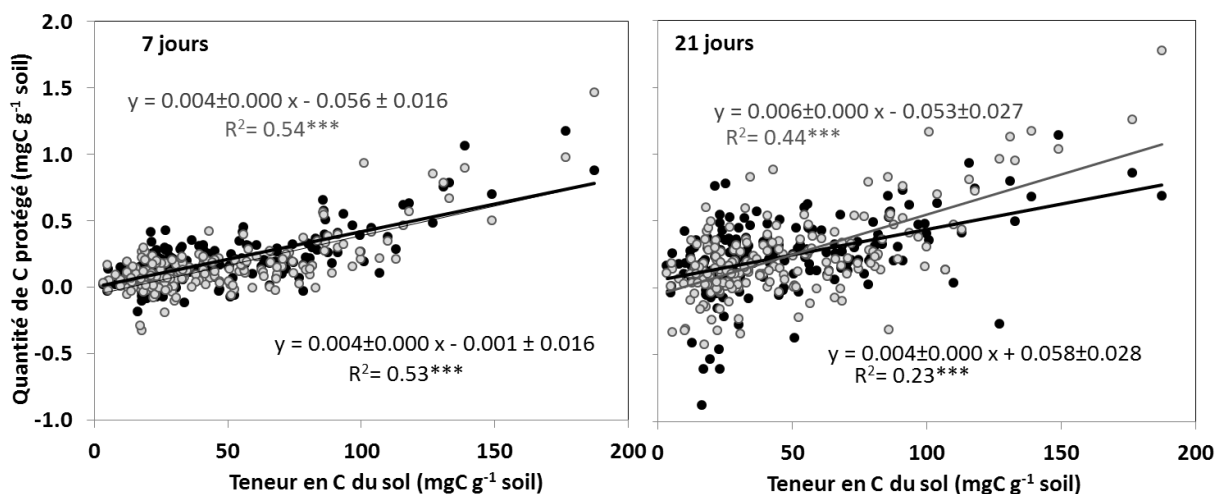


Figure 13 Corrélations entre teneur en C total du sol et les quantités de C protégé dans les macro-agrégats de sol (=différence d'émission de CO₂ entre sol non broyé et sol broyé à 200 µm) après 7 et 21 jours d'incubation. Les points noirs correspondent à des incubations de sol à 28°C et les points gris à des incubations de sol à 18°C (Chevallier *et al.* soumis).

3.2 Une relation complexe entre teneur en C du sol, agrégation et quantité de C protégé dans les macro-agrégats.

Certaines études infirment pourtant cette relation décrite précédemment entre teneur en C élevé, agrégats riches en carbone et C protégé dans les agrégats du sol (*Pulleman et Marinissen* 2004; *Chevallier et al.*, 2004; *Razafimbelo et al.*, 2013). Le temps de l'incubation peut expliquer ce résultat. Par exemple, les sols de maraîchage et de prairie précédemment cités ont pour des durées d'incubation de près d'une année des quantités de C protégé respectivement de $0,5 \pm 0,2$ et de $0,1 \pm 0,5$ gC kg⁻¹ sol (*Chevallier et al.*, 2004). Le C organique protégé étant particulièrement labile, il se minéralise les premiers jours d'incubation. Les durées d'incubation plus longues augmentent la variabilité des résultats et lissent donc les différences de stock de C minéralisable.

Deux études menées en collaboration avec Tantely Razafimbelo (Professeur à l'ESSA, Madagascar) montrent aussi cette absence de relation et proposent d'autres explications :

Onze ans de semis direct sur mulch augmentent de 64% le taux de C organique de Ferralsols Malgaches précédemment sous culture conventionnelle, c'est-à-dire avec labour et sans restitutions végétales. Cette augmentation de 14 gC kg⁻¹ sol sur les 5 premiers centimètres est localisée pour 80% dans les macro-agrégats (200-2000 µm). Cependant moins de 0,5 gC kg⁻¹ sol est protégé de la minéralisation dans cette classe d'agrégat. Les agrégats plus petits (50-200 µm) ne sont pas non plus le lieu d'une protection favorisée de C organique dans ces sols (*Razafimbelo et al.*, 2008). La faible protection du C organique dans les agrégats >50 µm privilégie l'hypothèse que l'essentiel de la stabilisation physique du C organique se situe dans les classes d'agrégats inférieurs à 50 µm (*Six et al.*, 2004). A ces échelles plus petites où le taux de renouvellement du C organique est plus long - 100-300 ans dans les fractions 2-50 µm, 40-50 ans dans les fractions > 50µm et 20-30 ans pour des débris végétaux libres (*Golchin et al.*, 1995a; *Six et al.*, 2004)- la protection du C organique n'est plus uniquement physique mais également physico-chimique par adsorption de molécules organiques sur les particules minérales (*Virto et al.*, 2008).

Une estimation de la quantité de C organique protégé dans les agrégats de sol d'une série de 15 sols malgaches de teneurs en argile et en carbone différentes n'a pas montré de relation directe entre quantité d'agrégats et protection du C organique dans les agrégats (*Razafimbelo et al.*, 2013). Il y a bien une relation nette entre teneur en C organique, texture et agrégation mais pas avec les quantités de C protégé dans les agrégats (Figure 14). La présence d'oxyde de fer et d'aluminium des sols tropicaux étudiés peut certainement masquer le rôle de la structure du sol dans la stabilisation du C organique de ces sols (*Razafimbelo et al.*, 2013).

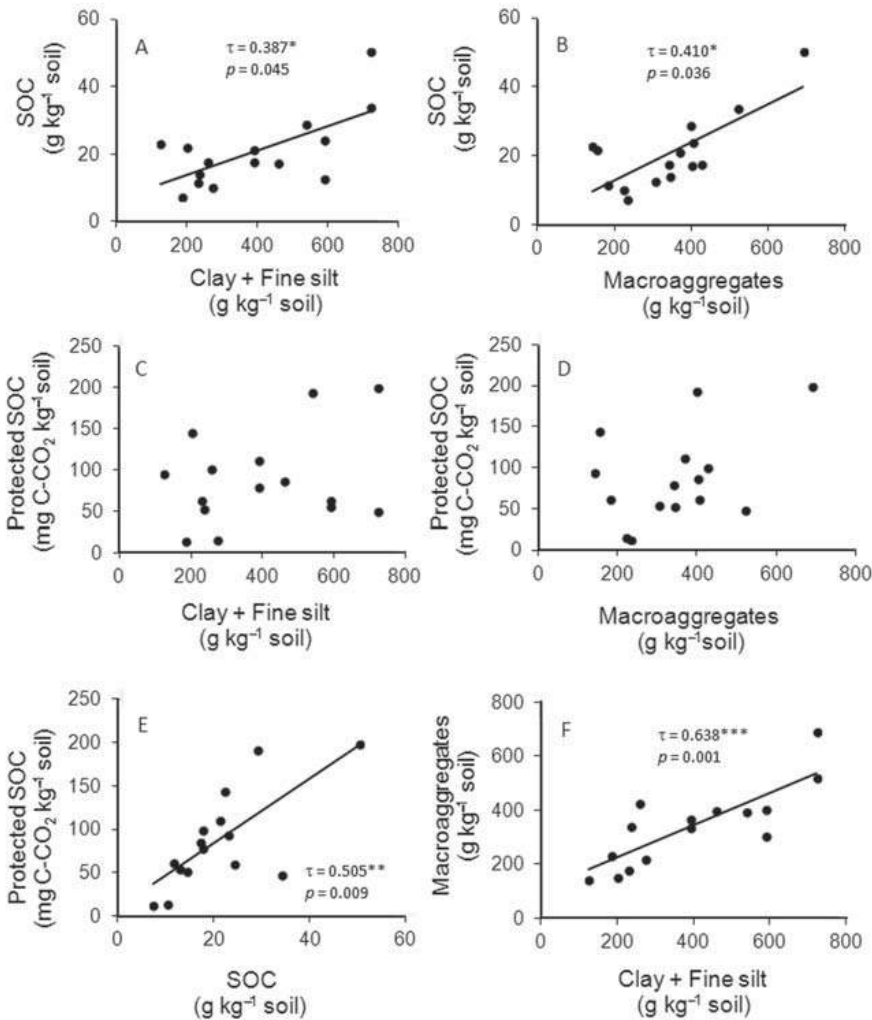


Figure 14 Corrélation entre teneur en argile+limons fins, teneur en C organique du sol, teneur en macro-agrégats stables et quantité de C protégé dans les agrégats dans 15 sols de Madagascars. Niveau de probabilité: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ (Kendall test). (Razafimbelo et al. 2013)

Ce manque de relation peut aussi s'expliquer par une hétérogénéité des agrégats d'une même classe de taille. Des agrégats d'une même classe de taille peuvent être différents entre eux par le type de C organique, la porosité (Pulleman et Marinissen 2004), ou la population microbienne (Gonod et al., 2006). L'origine de la formation des agrégats est une des sources de cette hétérogénéité ; des agrégats d'origine biologique (agrégat biogénique produit par exemple par un ver de terre via les turrículos) et des agrégats d'origine physique (agrégat physico-génique produit par des cycles d'humectation-dessiccation) n'ont pas les mêmes propriétés.

La distribution des classes de pores au sein des agrégats détermine les flux de substrats, d'enzyme et de dioxygène au sein des agrégats et donc l'intensité de la minéralisation du C organique. Des différences de porosité existent au sein d'une même classe de taille d'agrégat selon le type de sol et son mode occupation (Pulleman et Marinissen 2004; Ananyeva et al., 2013). Ces différences peuvent ainsi expliquer le manque de relation entre quantité d'agrégat, teneur en C des agrégats et quantité de C protégé au

sein de ces agrégats de sol. Pulleman et Marinissen (2004) ont ainsi montré que des macro-agrégats biogéniques plus abondants en prairie qu'en sol cultivé et avec des porosités plus élevées que les agrégats physico-géniques protègent peu de carbone.

Un autre exemple de l'importance de l'origine des agrégats dans la compréhension de la dynamique de la matière organique en leur sein est une étude en collaboration avec Pascal Jouquet (IRD, Bioemco), au Vietnam. Cette étude a caractérisé des agrégats biogéniques issus de turricules produits par une espèce anécique de vers de terre -*Amyntas khami*- et des agrégats physico-géniques. Des turricules de vers de terre et des agrégats de sol ont été soumis à une simulation de pluie. Les fractions de différentes tailles (2000-500, 500-250 et 250-50 μ m) issues de la désagrégation des turricules et des agrégats ont ensuite été incubées en milieu contrôlé (28°C, 75% de la capacité de rétention). La minéralisation du C et de l'N organique est influencée par la taille des agrégats, mais cette influence n'est pas identique selon l'origine des agrégats (Figure 15). La minéralisation du C et de l'N a tendance à diminuer avec la taille des agrégats physico-géniques alors qu'elle a tendance à augmenter avec la taille des agrégats issus des turricules de vers de terre (Jouquet *et al.*, 2011). Il n'y a pas de différence significative entre quantité de C minéralisé localisé dans les agrégats issus de turricules ou dans les agrégats physico-géniques > 250 μ m. En revanche dans les agrégats 50-250 μ m, les agrégats issus des turricules limitent la minéralisation du C organique et de l'N organique par rapport aux agrégats physico-géniques (Figure 15). Cette protection de C dans les turricules reste cependant à nuancer car il existe des résultats contradictoires dans la littérature selon l'espèce de vers de terre, l'âge des turricules et les différents événements de dessiccation/réhumectation influençant ce type de résultats (Coq *et al.*, 2007; Martin 1991).

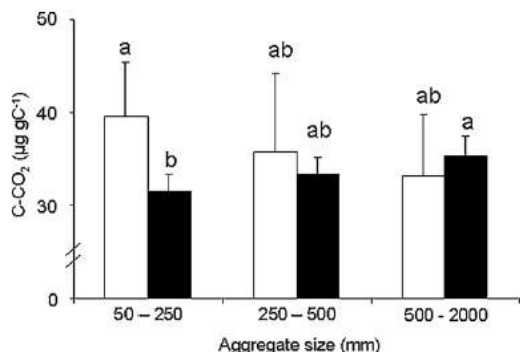


Figure 15 Quantité de C organique minéralisé (C-CO₂ μ g gC⁻¹) en 21 jours d'incubation par des agrégats physico-géniques (en blanc) et des agrégats biogéniques issus de turricules (en noir) de différentes tailles (50–250, 250–500, 500–2000 μ m). Les histogrammes avec les mêmes lettres ne sont pas significativement différents ($P > 0.05$).

3.3 Les agrégats du sol, un environnement particulier pour les micro-organismes

La stabilisation des MOS est la combinaison de processus physiques (rôle de l'agrégation), chimiques (rôle de la structure chimique des molécules), physico-chimiques (rôle des argiles et oxydes) décrits précédemment (*Baldock et Skjemstad* 2000; *Six et al.*, 2002). L'importance respective de ces différents processus est mal connue. Existe-t-il une hiérarchisation des différents processus ? La nature des entrées conditionne-t-elle cette hiérarchisation ? Le type de sol modifie-t-il cette hiérarchisation ? Ces questions sont au centre de plusieurs études. Elles sont en partie à l'origine de la théorie de la stabilisation de la MO au sein des agrégats qui repose sur le modèle hiérarchique de l'agrégation.

Les résidus végétaux, selon leur composition chimique favorise la formation d'agrégats (*Abiven et al.*, 2007; *Martens* 2000) grâce à une première étape de décomposition et l'action conjointe des bactéries et des champignons, avec l'aide ou non de la faune du sol qui accélère l'intégration des résidus végétaux avec la matrice minérale du sol. L'agrégat est un milieu confiné qui permet à la MO de se décomposer moins vite et d'acquérir une structure chimique condensée par interaction chimique avec d'autres molécules organiques et/ou de se lier avec les argiles de sol (*Balabane et Plante* 2004; *Gregorich et al.*, 1989; *Puget et al.*, 2000). La dynamique de formation et de destruction des agrégats est donc essentielle dans la compréhension de la stabilisation des MOS (*Plante et McGill* 2002). Ces processus ont surtout été étudiés d'un point de vue physique et chimique dans l'idée que les conditions physico-chimiques des agrégats modifient l'activité des microorganismes. Plus récemment des études se sont développées du point de vue des microorganismes. Des populations de microorganisme particulières existent-elles au sein des agrégats qui puissent expliquer la stabilisation des MOS ?

De nombreuses études ont montré une répartition des communautés microbiennes en fonction de la taille des agrégats e.g. (*Ranjard et al.*, 2000; *Izquierdo et Nüsslein* 2006; *Chotte et al.*, 1993). Les travaux d'un étudiant de M1 puis de M2 (Aimeric Blaud) que j'ai co-encadré avec Alain Brauman (IRD, Eco&Sols) et avec Claire Chenu, Thomas Lerch et Naoise Nunan (UMR Bioemco) ont confirmé que des agrégats de tailles différentes hébergeaient des communautés microbiennes différentes. Cependant les différences de communauté microbienne résidaient surtout entre les MO particulières et les agrégats du sol et non pas entre les agrégats de différentes tailles (*Blaud et al.*, 2014). Une étude en dynamique sur un sol broyé et incubé en présence de paille de riz a de plus montré une néoformation rapide de macro-agrégats (> 2000 µm) sur 2 jours. Cette rapide structuration du sol s'accompagne d'une différenciation des communautés microbiennes. Chaque taille d'agrégat héberge des communautés microbiennes spécifiques mais chacune d'entre elles est capable de minéraliser la paille de riz. Les agrégats nouvellement formés ont des populations microbiennes légèrement différentes des agrégats plus anciens (Figure 16). Le sol n'est pas un milieu figé mais un milieu dynamique où la structure physique du sol et la structure des communautés de microorganismes évoluent conjointement dans le temps et l'espace (*Blaud et al.*, 2012). Cependant, il est difficile de conclure à partir de ces résultats sur l'hypothèse de la stabilité du C organique au sein des agrégats suite à des populations microbiennes inadéquates pour minéraliser du C organique.

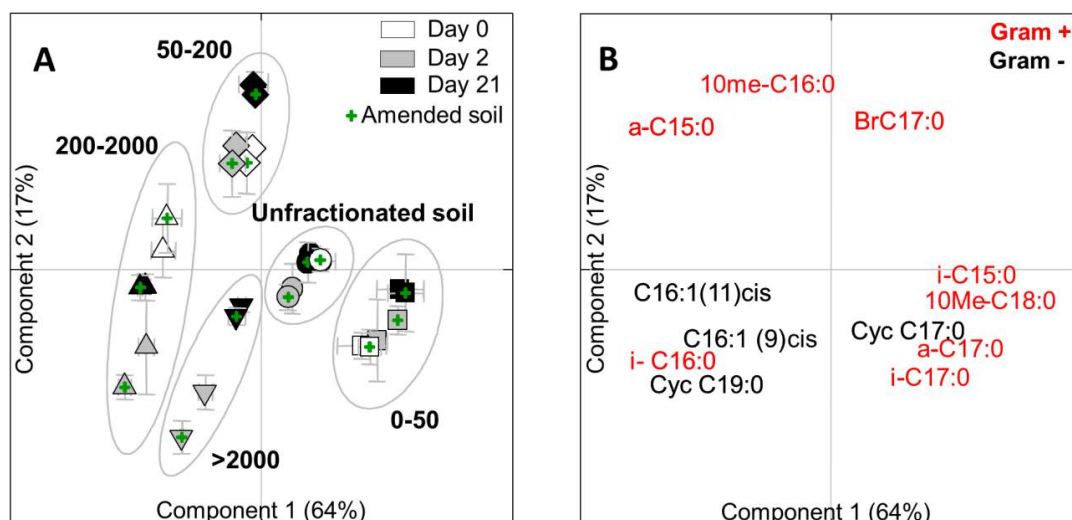


Figure 16 Analyse en composantes principales de l'abondance des 12 acides gras détectés dans les agrégats du sol et dans le sol non fractionné amendé ou non en paille. Les barres d'erreurs représentent les écarts type ($n=3$).

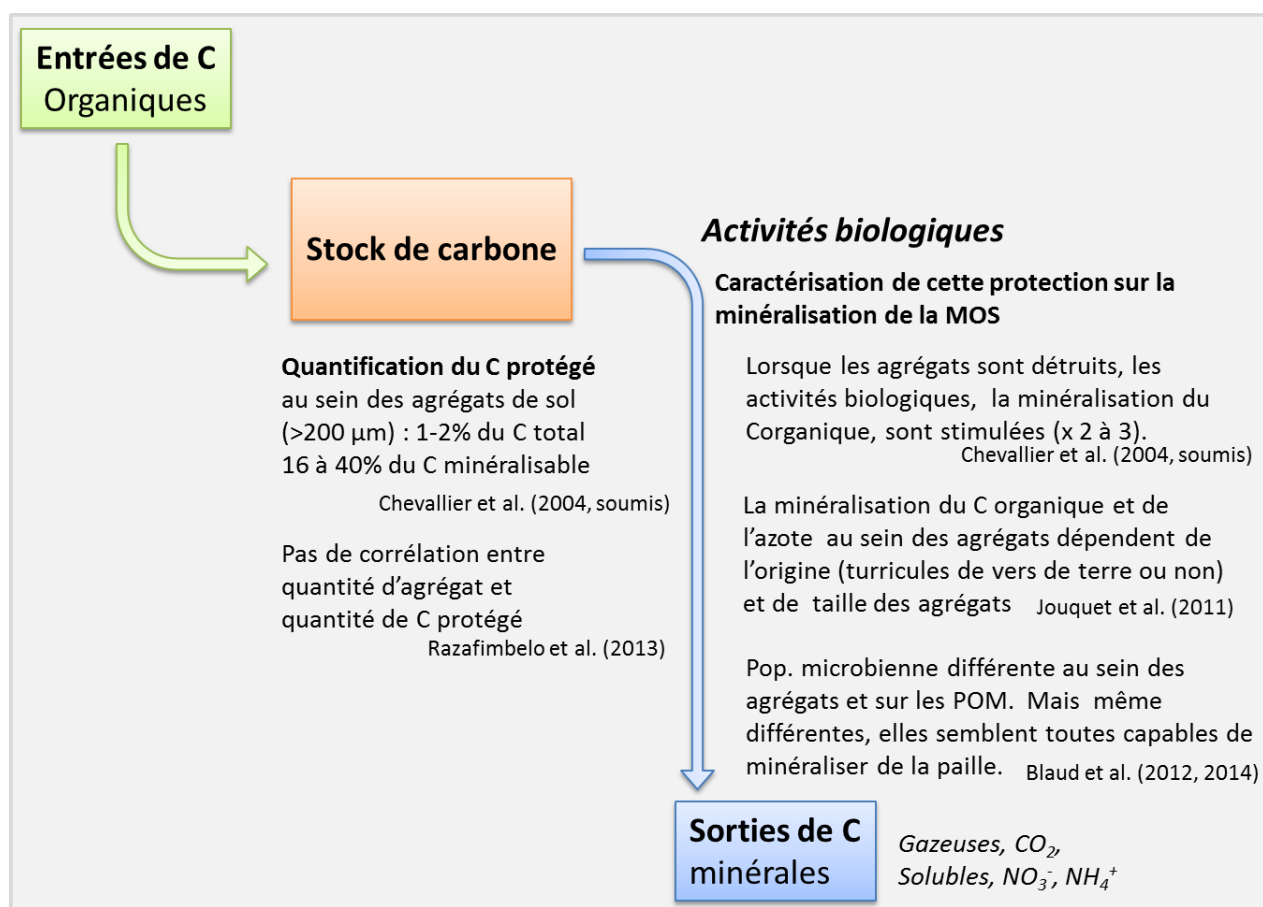


Figure 17 Schéma de conclusion sur la stabilisation du C organique dans la structure du sol

4. La température un facteur de déstabilisation du C organique du sol

La température et l'humidité du sol sont des facteurs déterminants de la minéralisation du C organique du sol. Cette problématique ancienne est à nouveau d'actualité pour comprendre la vulnérabilité des stocks organiques des sols aux changements climatiques (augmentation des températures moyennes, modification des régimes de pluies et fréquence accentuée des événements extrêmes) notamment dans les zones méditerranéennes et tropicales. Dans un tel contexte, il convient d'appréhender la résilience² des stocks organiques et du fonctionnement des écosystèmes après un stress. Jusqu'à présent je ne me suis intéressée qu'à l'impact d'une augmentation de température sur la minéralisation des stocks de C organique du sol en milieu contrôlé et à humidité optimale.

Les changements de température modifient l'activité biologique du sol, la solubilisation de molécules organiques, les diffusions des gaz et substrats dans les sols (Agren et Wetterstedt 2007). La minéralisation du C organique et donc la stabilisation du C organique du sol sont donc modifiées lorsque la température augmente (Davidson et Janssens 2006).

La thèse de Salwa Hamdi que j'ai co-encadrée avec Martial Bernoux (IRD, Eco&Sols) a montré que la quantité de substrat disponible conditionne la sensibilité de la respiration à la température entre 20 et 40°C (Hamdi et al. 2011, Figure 18) et qu'un modèle classiquement utilisé en agronomie, le modèle degré-jour décrit la minéralisation du C organique jusqu'à 40°C (Hamdi et al. 2012, Figure 19).

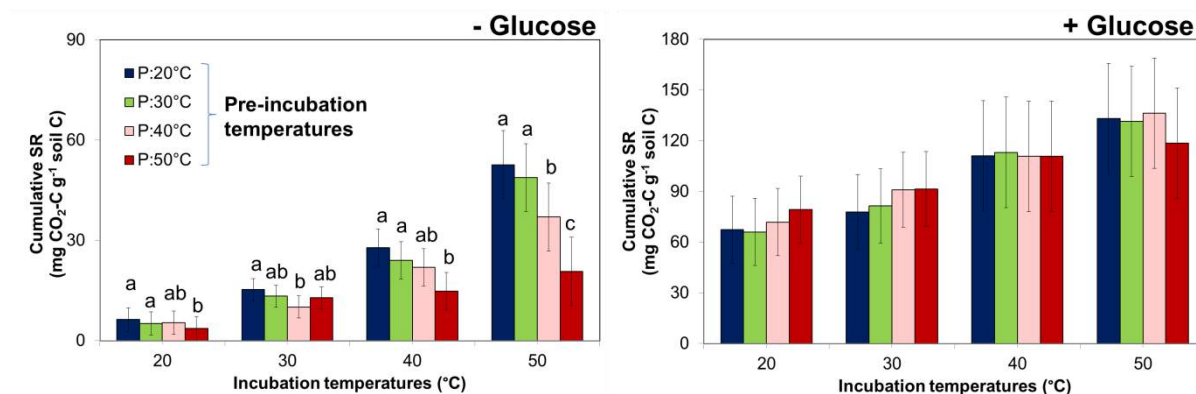


Figure 18 Cumul de CO₂ émis par un sol tunisien lors d'une période d'incubation d'un mois consécutive à une première période d'incubation d'un mois. Chaque période a des températures d'incubation différentes de 20, 30, 40 et 50°C. Sur l'ensemble de la seconde période d'un mois, les émissions de CO₂ sont modifiées selon la température de la première d'incubation (graphique de gauche). En revanche l'ajout de glucose masque cet effet (graphique de droite). La quantité de substrat disponible conditionne la sensibilité de la respiration à la température.

² La résilience est l'aptitude d'un écosystème à se remettre plus ou moins vite d'une perturbation. La notion de résilience intègre donc la capacité d'adaptation de l'écosystème (maintien de ses fonctions et de ses structures essentielles).

De 20 à 40°C, il n'y a pas d'adaptation des populations microbiennes sur 2 mois d'incubation à humidité constante, seule la température et la quantité de substrat disponible semble jouer sur les émissions de CO₂. En revanche à 50°C une baisse significative de la biomasse microbienne du sol est observée (Figure 18 bis). Une modification des populations microbiennes est probable à cette température élevée (Feng et Simpson 2009). La forme logarithmique de la quantité de CO₂ émis à 50°C indique une sur-minéralisation de C organique dans un premier temps puis soit une diminution de substrat disponible soit une adaptation des microorganismes au changement de température (Pettersson et Baath 2003; Zogg et al., 1997).

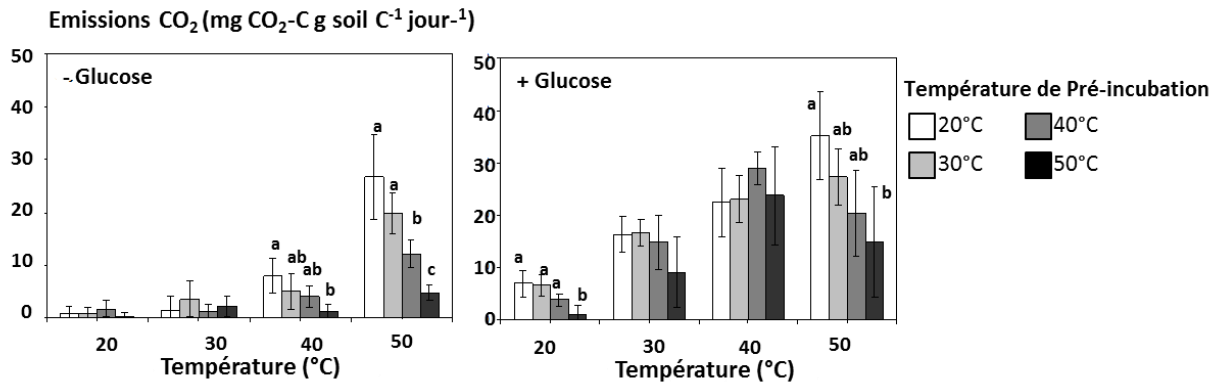


Figure 18-bis Emissions de CO₂ les 2 premiers jours consécutifs à une période d'incubation d'un mois à 4 températures d'incubation différentes (20, 30, 40 et 50°C). Les 2 premiers jours d'incubation de la seconde période d'incubation, il y a un effet de la température de la première période sur les émissions de CO₂ même en présence de glucose. La pré-incubation à 50°C pendant un mois a diminué à la fois la quantité de substrat disponible et la biomasse microbienne du sol (Hamdi et al., 2011).

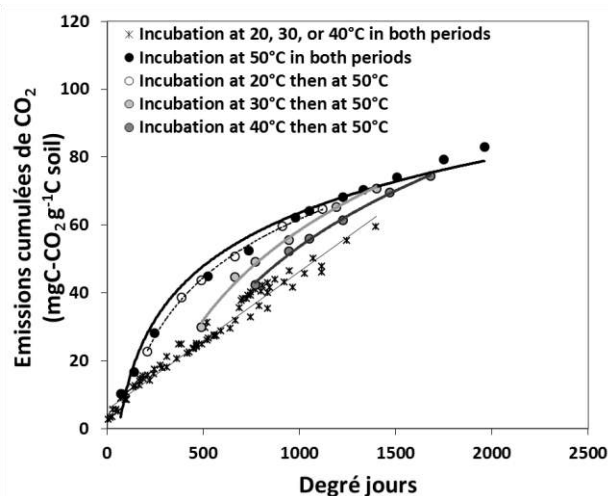


Figure 19 Les degrés jours expliquent la quantité de CO₂ émis par un sol incubé pendant 2 mois. Lors des 2 périodes d'incubation d'un mois, le sol a été incubé à 20, à 30, à 40 ou à 50°C. Les degré jour (DJ) représentent la quantité d'énergie thermique reçu le sol au cours de l'incubation (température x durée d'incubation à cette température). La relation linéaire pour les sols incubés à 20, 30 et 40°C est $CO_2 = 0.041 \pm 0.001 \text{ DJ} + 5.7 \pm 0.5$ ($r^2 = 0.97$, $p < 0.001$). Des relations logarithmiques ajustent les émissions de CO₂ à 50°C. Elles illustrent la sur-minéralisation des premiers jours à cette température (Hamdi et al., 2012).

L'indice Q_{10} représente l'augmentation des émissions de CO_2 du sol suite à une augmentation de la température de $10^\circ C$. Cet indice permet d'apprécier la sensibilité de la respiration du sol à une augmentation de température. Plus l'indice est élevé et plus la respiration du sol est sensible et répond à l'augmentation de température. Cet indice dépend des conditions de mesures du CO_2 , durée des incubations et températures testées. Pour notre étude sur des calcari-leptic Cambisols (classification FAO), le Q_{10} varie entre 1,5 et 2 (Hamdi et al., 2011). Une méta-analyse des valeurs de Q_{10} rapportées par la littérature, d'incubations de sol au laboratoire à différentes températures et en conditions optimales d'humidité montre que les valeurs de Q_{10} sont en moyenne de $2,6 \pm 1,2$ (médiane 2,4, $n = 494$) mais présentent une large variabilité (Figure 20).

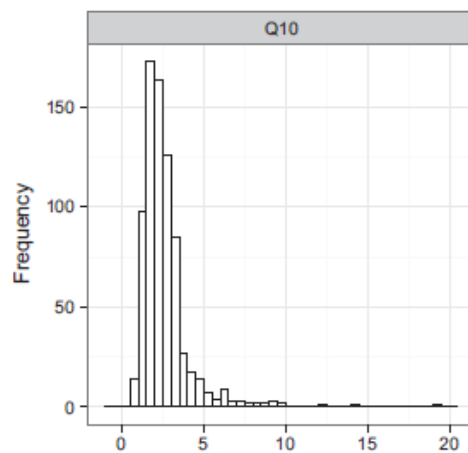


Figure 20 Distribution des fréquences des Q_{10} observées dans la littérature (Hamdi et al., 2013)

Les valeurs de Q_{10} de la littérature montrent une corrélation négative avec la température jusqu'à $25^\circ C$. Après $25^\circ C$, les valeurs de Q_{10} restent stables. Ces valeurs sont aussi légèrement et négativement corrélées avec la teneur en C organique de l'échantillon $Q_{10} = 2,2 - 0,02 \times SOC$ ($P < 0,001$, $r^2 = 0,11$), soit une baisse d'une unité de Q_{10} pour une augmentation de $50 \text{ mgC g}^{-1} \text{ sol}$. Le Q_{10} est alors globalement plus faible dans les sols sous forêts et prairie que dans les sols cultivés (Figure 21). Cependant ces différences ne sont pas significatives du fait de la grande variabilité rencontrée dans les valeurs de Q_{10} mesurées au laboratoire (Figure 20). Une grande part de cette variabilité reste inexpliquée (Hamdi et al., 2013).

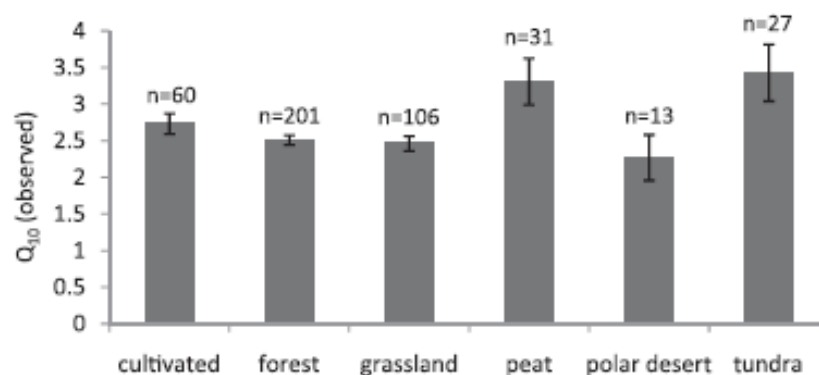


Figure 21 Valeurs de Q_{10} en fonction des écosystèmes (Hamdi et al., 2013).

La vulnérabilité des stocks de C organique à la température est aussi beaucoup discutée dans la littérature selon la nature du C organique (Davidson et Janssens 2006). Il a ainsi été montré que le C stable est plus sensible au changement de température (Q_{10} plus élevé) que le C labile. Il semble cependant que ce résultat soit discutable du fait du manque de définition claire du C stable (Conant et al., 2011). Comme on l'a vu précédemment la stabilité du carbone peut s'entendre de plusieurs façons, stabilité chimique, physique ou physico-chimique. Dans le cadre de la thèse de Kaouther Hmadi et du projet SpecBio (financé programme Gessol du Ministère de l'Ecologie et coordonné par B. Barthès, UMR Eco&Sols) on a cherché à savoir si la protection physique du C dans les agrégats du sol pouvait limiter la vulnérabilité du C organique des sols à la température. Des sols broyés et non broyés ont été alors incubés à deux températures (18°C et 28°C). Nous avons montré que la quantité de C protégé dans la structure du sol était d'environ 10% du pool de C minéralisable en 28 jours et la minéralisation du C organique était plus élevée à 28°C qu'à 18°C. Le Q_{10} diminue avec la quantité de C labile dans le sol, c'est-à-dire avec la quantité de C minéralisé (Figure 22). Cependant le broyage ne modifie pas le Q_{10} , l'effet température sur la minéralisation du C organique est identique que le sol soit broyé ou non (Figure 22). Le Q_{10} , égal en moyenne à 1,5 est aussi identique quelle que soit la quantité de C protégé dans la structure du sol (Chevallier et al., Soumis). Cette étude a de plus montré que les quantités de C organique sensible au broyage du sol et celles sensibles à l'augmentation de température étaient du même ordre de grandeur sans que l'on puisse conclure si le C organique mobilisé par broyage ou par augmentation de température est de même nature. Broyage et augmentation des températures augmentent les taux de diffusion des solutés et des gaz, la solubilisation du C organique, l'activité des enzymes et l'activité des microorganismes globalement.

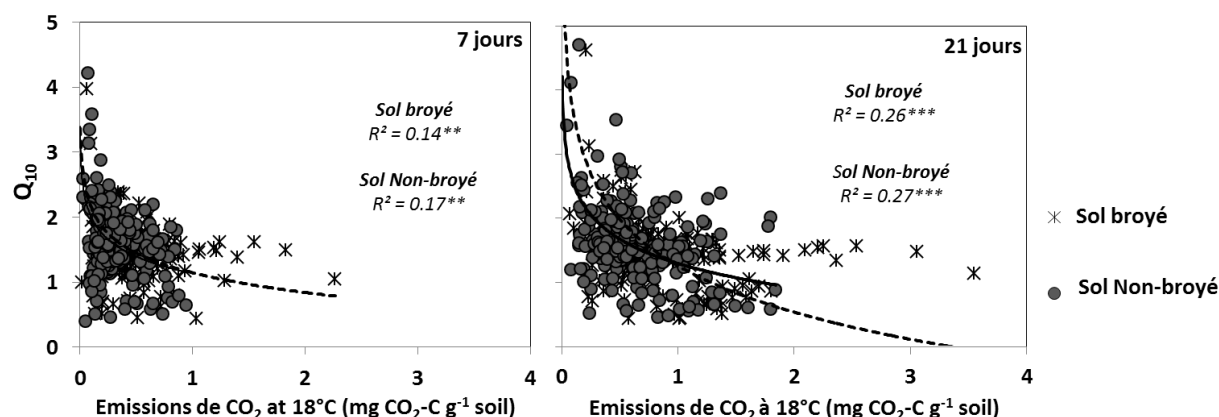


Figure 22 Evolution du Q_{10} en fonction de la quantité de C labile dans le sol. Incubations de 7 et 21 jours de 200 échantillons de sol de France et de Tunisie.

Afin de comprendre la vulnérabilité des stocks organiques des sols face au changement climatique, et notamment face à une modification des régimes de pluies dans les zones méditerranéennes et tropicales, il convient d'appréhender la résistance et la résilience des stocks organiques et du fonctionnement des écosystèmes après un stress hydrique. Quelle est la vulnérabilité des stocks C à la réhumectation ? Un projet est actuellement en cours afin de tester différents régime de pluie sur les émissions de CO_2 émis de sols contrastés en teneur en carbone.

5. La température un facteur de déstabilisation du C inorganique du sol

Le carbone du sol peut être sous forme organique mais il peut aussi être sous forme minérale. Présent dans les sols dits carbonatés, le carbone inorganique (Soil Inorganic Carbon, **SIC**) est principalement sous forme de calcite (CaCO_3) ou, dans une moindre mesure, associé à du magnésium (les dolomies, $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$). Plus rarement, il peut prendre d'autres formes, par exemple le carbonate de sodium (Na_2CO_3) ou le carbonate de sidérite (FeCO_3). Ces carbonates sont soit des matériaux primaires, issus de la fragmentation de la roche-mère carbonatée (carbonates lithogéniques) soit des matériaux secondaires, issus de la formation et de l'évolution du sol (carbonates pédogéniques). Les carbonates pédogéniques peuvent avoir des formes très diverses. Ils sont précipités dans la porosité du sol, autour de racines, ou encore sous forme de nodules ou de minéraux secondaires en lamelles, en cristaux, etc.

Le stock de C inorganique au niveau mondial (950 Gt) est approximativement 35 % du stock total de carbone terrestre (IPCC 2007). Le C inorganique contrairement au C organique est davantage concentré en profondeur du sol qu'en surface. Les études de la dynamique de la matière organique dans les sols carbonatés sont peu nombreuses. Les sols carbonatés sont situés pour 97% dans les régions sèches et ont des stocks organiques relativement pauvres (tableau 2). Les teneurs en C inorganique sont de 2 à 10 fois supérieures au stock de C organique, le C inorganique représente ainsi jusqu'à 68 % du C total dans les sols carbonatés.

Tableau 2 Estimation des réserves de carbone (organique SOC, et inorganique, SIC) des zones sèches (Bernoux et Chevallier 2013) d'après Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire, 2005.

	Végétation (Gt)	Sol		Total (Gt)	Ratio (%)
		SOC (Gt)	SIC (Gt)		
Hyperaride et aride	17	113	732	862	28
Semi-aride et subhumide sec	66	318	184	568	18
Total des zones sèches	83	431	916	1 430	46
Total global	576	1 583	946	3 104	
Ratio du total global (%)	14	27	97		

Les problèmes analytiques pour différencier les teneurs en C organique des teneurs en C inorganique dans les mesures de teneur totale en C du sol ont découragé les études sur la matière organique de ces sols. Les mesures classiques de C du sol ou des émissions de CO_2 sont des mesures de teneurs en C total sans différenciation du C organique du C inorganique. Pour différencier les deux natures de carbone, il faut soit décarbonater le sol avant analyse pour ne mesurer que le C organique restant, soit utiliser l'isotopie du carbone. Le C inorganique a un ratio isotopique $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ très différent ($\delta^{13}\text{C}$ autour de 0 ‰) de celui du C organique ($\delta^{13}\text{C}$ autour de -12 à -30 ‰). Peu d'études dans la littérature s'intéressent sur le court terme à la dynamique du C organique et inorganique de sols. Pourtant l'équilibre entre les pools de C organique et inorganique est sensible à plusieurs facteurs dont la concentration atmosphérique en CO_2 , les variations de température et de fréquence des cycles d'humectation/dessiccation (Emmerich 2003; Bertrand et al., 2007; Serrano-Ortiz et al., 2010).

Lors de la thèse de Salwa Hamdi, des analyses isotopiques du C des émissions de CO₂ ont été réalisées. L'objectif était de déterminer si le C inorganique du sol représentant 67 % du C total du sol contribuait aux émissions de CO₂ et si cette contribution était dépendante de la température d'incubation. Les résultats montrent que le rapport isotopique du CO₂ émis est intermédiaire (-10,1 à -18,7 ‰) entre celui du C inorganique (-4,1 ± 0,4 ‰) et celui du C organique du sol (-20,3 ± 4,4 ‰) (Figure 23). Il y a donc contribution du C inorganique aux émissions globales de CO₂. Cette contribution du C inorganique est dynamique au cours de l'incubation, plus élevée les premiers jours d'incubation elle s'atténue au cours du temps. Elle semble aussi plus élevée avec la température (Figure 24). Ces résultats font l'objet d'un article en révision.

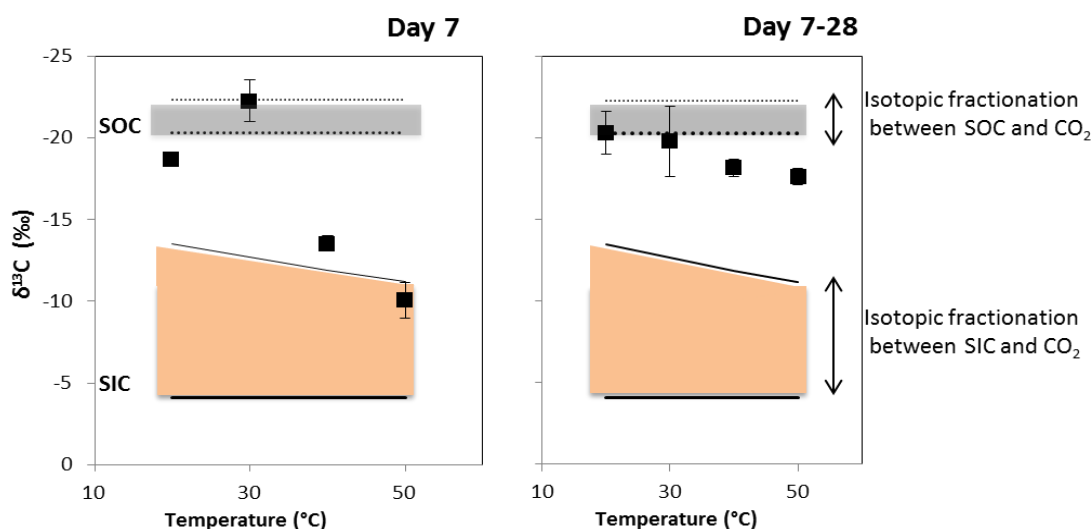


Figure 23 Valeur du $\delta^{13}\text{C}$ (‰) du C organique (SOC), du C inorganique (SIC) du sol et des émissions de CO₂ du sol (carrés noirs) à deux périodes d'incubation. Fourchette possible du fractionnement isotopique entre le SIC et les émissions de CO₂ provenant des SIC (rose) et entre le SOC et ses émissions de CO₂.

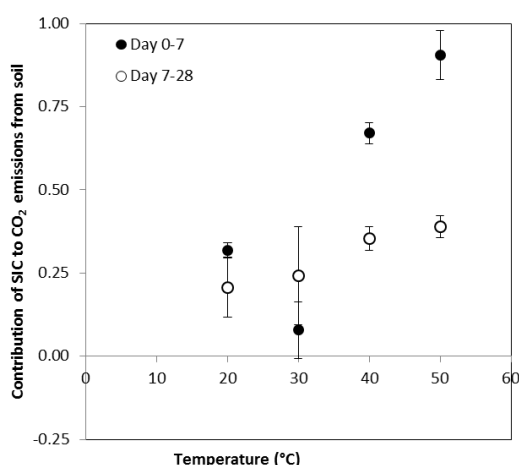
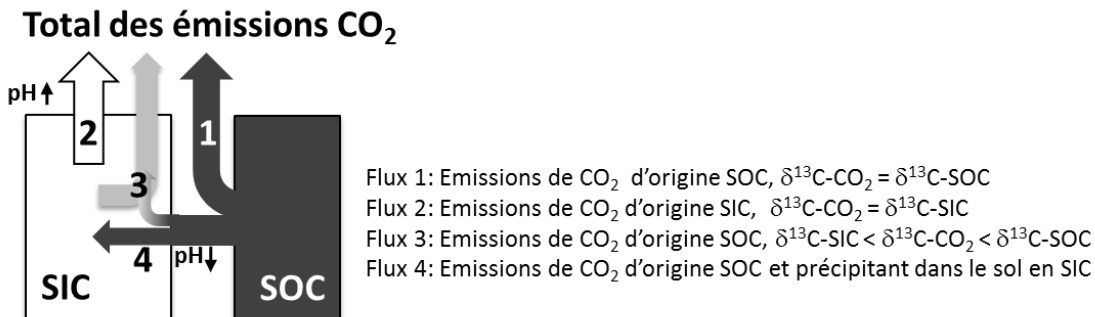


Figure 24 Contribution du C inorganique dans les émissions globales de CO₂ du sol pendant les deux périodes d'incubation (moyenne ± erreur type). Une contribution égale à 1 signifie que 100% du CO₂ émis provient du C inorganique.

Les contributions du C inorganique au CO₂ émis calculées sont de l'ordre de 25 % à 80 % et sont globalement plus élevées que les valeurs de la littérature de 13 % (Stevenson et Verburg 2006; Bertrand et al., 2007) à 30-40 % (Oren et Steinberger 2008; Bertrand et al., 2007). L'ampleur de la contribution du C inorganique dans les émissions globales de CO₂ n'est pas seulement dépendante de la quantité de C inorganique mais aussi de sa solubilité (Lindsay 1979; Dever et al., 1983). Les dynamiques du C organique et C inorganique ne sont pas indépendantes. Des échanges dynamiques de C au cours de l'incubation entre CO₂, C inorganique et C organique sont possibles compromettant l'utilisation de simple équation de mélange isotopique pour calculer la contribution du C inorganique dans les émissions de CO₂.



Hypothesis	Isotopic signature	Amount of CO ₂ emissions
Flux 2 = 0 Flux 3 = 0 Flux 4 = 0	$\delta^{13}\text{C-CO}_2 = \delta^{13}\text{C-SOC}$	Emissions de CO ₂ = Respiration du Sol
Flux 2 = 0 Flux 3 = 0 Flux 4 > 0	$\delta^{13}\text{C-CO}_2 = \delta^{13}\text{C-SOC}$	Emissions de CO ₂ < Respiration du Sol Emissions de CO ₂ = Respiration du Sol – flux 4
Flux 2 ≥ 0 Flux 3 ≥ 0	$\delta^{13}\text{C-SIC} < \delta^{13}\text{C-CO}_2 < \delta^{13}\text{C-SOC}$	Emissions de CO ₂ = Respiration du Sol + flux 2 – flux 4

Figure 25 Présentation des différentes hypothèses sur les origines des émissions de CO₂. SOC : Soil Organic Carbon ; SIC : Soil Inorganic Carbon. Le fractionnement isotopique du C entre les stocks de C organique et inorganique et le CO₂ émis n'est pas pris en considération dans ce schéma.

La méthode simple d'analyse isotopique du carbone des différents pools de C et du CO₂ émis doit être étudiée plus précisément. Des études complémentaires sont en effet nécessaires afin de comprendre si les contributions fortes des C inorganiques aux émissions globales de CO₂ sont le fait d'artefact de la méthode de mesure ou non. Quels sont les effets des différentes méthodes de mesures (chambres statiques ou chambres dynamiques) sur cette contribution des SIC aux émissions de CO₂ ? Cette contribution est-elle accentuée par des déséquilibres entre les différents pools de carbone engendrés par la méthode de mesures ou par des modifications du climat simulées par l'expérimentation ? Cette contribution est-elle affectée par des variations de température et des variations des cycles d'humectation/dessiccation telles que prédites dans les modèles de modification du climat en région méditerranéenne ?

La question générale des prochaines études dynamiques sur le cycle du carbone dans les sols carbonatés porte sur les interactions possibles entre flux de CO₂ et pools de C organique et inorganique.

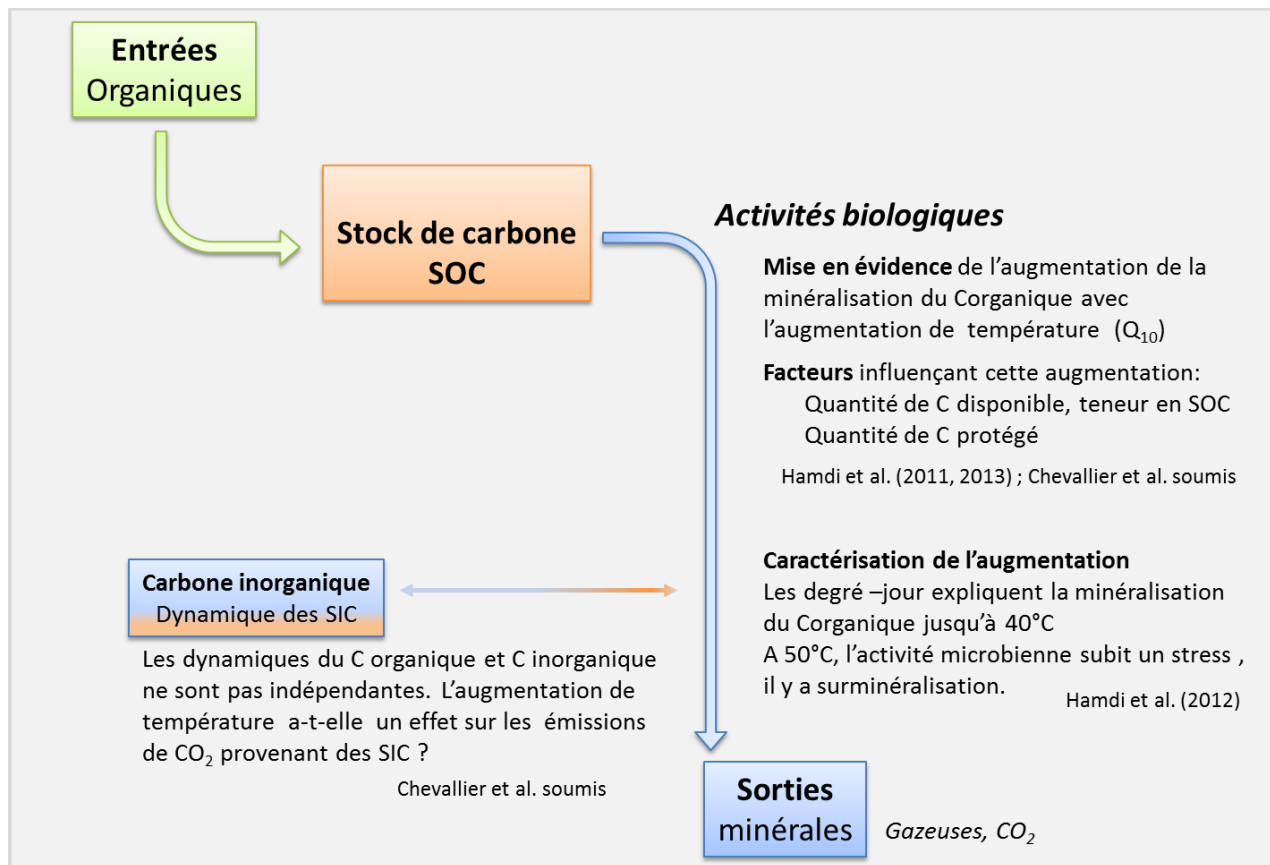


Figure 26 Schéma de conclusion sur la température, un facteur de déstabilisation du C organique du sol

Conclusion sur les mécanismes de stockage et de déstockage du C organique des sols

Les principaux résultats de mes travaux de recherche et de ceux des étudiants et chercheurs avec qui j'ai eu l'occasion de travailler ont mis en évidence l'influence des argiles sur le ralentissement d'une molécule insecticide. Ils ont aussi montré que le type de sol et les modalités des apports organiques modifient les formes de C stockés dans les sols. Le C stocké dans le sol est associé avec les particules minérales du sol : des particules d'argile, des agrégats de sol. Il peut aussi être inclus dans le réseau poral du sol (andosol) et moins disponible aux microorganismes. La minéralisation du C organique dépend de ces formes mais aussi des conditions de température et d'humidité dans lesquelles vivent les microorganismes responsables de la minéralisation du C organique. A l'occasion d'un travail sur des sols carbonatés, la dynamique du C inorganique des sols est devenue un objet important de mon travail de recherche. Dans le contexte actuel de changements climatiques (événements extrêmes en température, sécheresse) mes travaux se focaliseront sur les impacts de ces changements sur la minéralisation du C organique des sols. Quels sont les impacts des perturbations climatiques sur le stock de C du sol ? Sont-ils de même nature selon le type et la gestion du sol, la nature du C stocké ?

C Projet de recherche Perturbations climatiques et stock organique du sol

Le projet de recherche s'inscrit dans la continuité des travaux présentés ci-dessus. Dans le contexte actuel de changement climatique, le projet proposé est d'approfondir nos connaissances sur l'impact des perturbations climatiques -variation des températures et du régime des pluies- sur les processus de stabilisation des MO dans les sols et donc sur les services écosystémiques associés aux matières organiques du sol (Figure 27).

De nombreuses études montrent que température et humidité du sol modifient les dynamiques de minéralisation des MOS et que ces impacts dépendent du type de sol et de l'usage des sols e.g. (*Hamdi et al.*, 2013; *Moyano et al.*, 2013). Les concepts de résistance, de résilience ou de vulnérabilité ont été développés depuis une quarantaine d'années (*Holling* 1973) pour appréhender et formaliser la façon dont les systèmes écologiques répondent aux perturbations. La résilience écologique peut être définie comme la capacité d'un système à absorber des perturbations tout en conservant ses fonctions fondamentales et sa structure. Les systèmes écologiques s'adaptent plus ou moins sous l'effet de perturbations. Ces perturbations, plus ou moins fortes et fréquentes peuvent aussi faire passer les systèmes d'un domaine de stabilité à un autre ; il y a transformation, réorganisation des fonctions du système. Comment s'effectuent ces transformations et ces adaptations ; comment caractériser les états de transition après une perturbation ? Mon projet de recherche s'inscrit dans ce cadre. Son objectif est de caractériser la modification des équilibres entre disponibilité des substrats et activité des populations microbiennes responsables de la minéralisation du C organique face aux perturbations climatiques.

Alors que l'intensification des cultures peut diminuer la résilience de l'activité biologique du sol aux perturbations climatiques (*Steenwerth et al.*, 2005), différentes stratégies d'adaptation des cultures aux changements climatiques existent. Ces stratégies sont par exemple l'amélioration des plantes, le changement de mode d'occupation des sols ou l'optimisation de l'irrigation et de la fertilisation (*Jackson et al.*, 2011). Plusieurs de ces stratégies afin d'optimiser les intrants ou d'induire une meilleure résilience des systèmes, proposent une augmentation de l'hétérogénéité des couverts sur une même parcelle : cultures associées céréales/légumineuses, cultures sous couvert, haies, agroforesterie, apports hétérogènes de MO, augmentation de la biodiversité. Alors que les études des impacts des perturbations sur les agrosystèmes se développent, la prise en compte de l'hétérogénéité du milieu est rarement prise en compte. Le projet proposé se place dans un contexte agronomique où l'hétérogénéité est souhaitée.

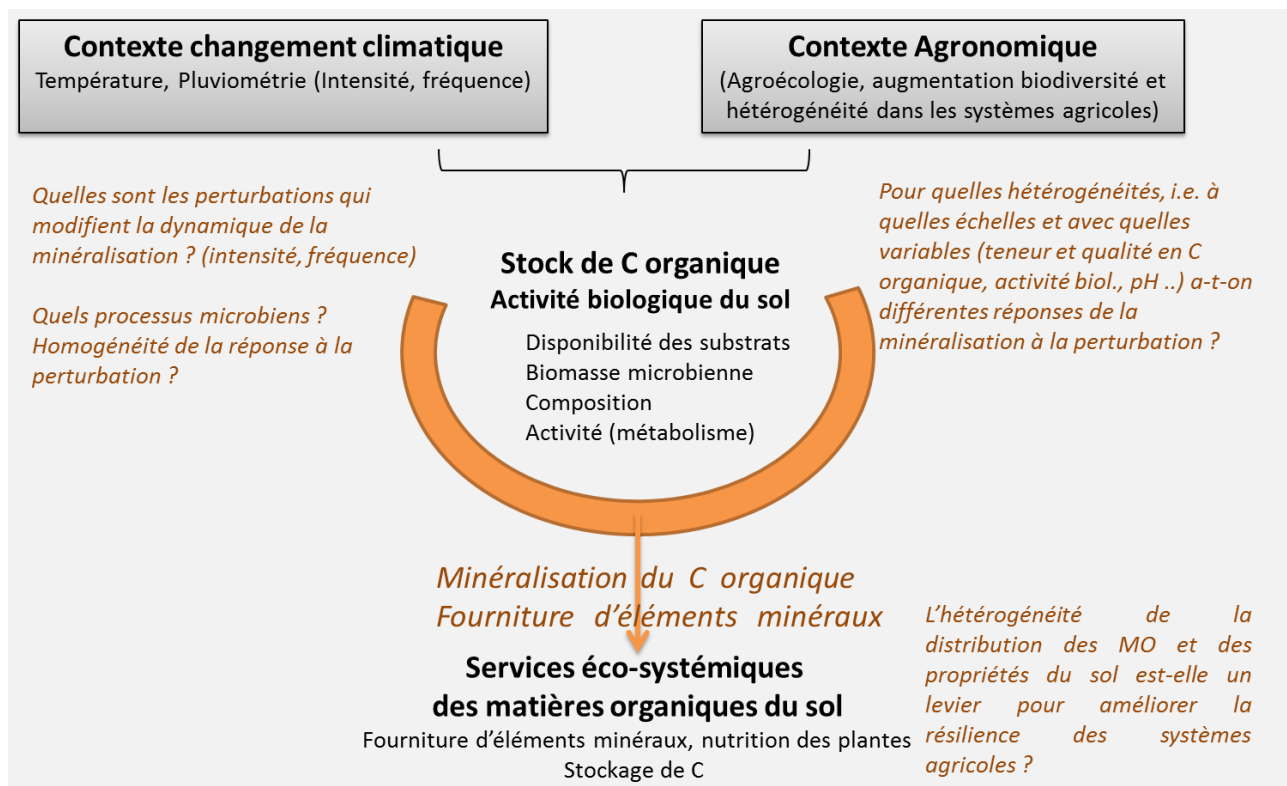


Figure 27 : Schéma de présentation du projet de recherche

L'hétérogénéité spatiale des propriétés liées à la structure du sol (circulation de l'eau, oxygénation, porosité, agrégation), de la répartition des matières organiques, des populations microbiennes et des activités biologiques du sol est souvent soulignée pour comprendre les différents mécanismes du fonctionnement d'un sol (Young *et al.*, 2008). Cette hétérogénéité existe à différentes échelles : de l'échelle du hot spot, i.e. quelques mm autour d'une racine, d'un résidu de culture (Gaillard *et al.*, 2003; Nicolardot *et al.*, 2007), d'une galerie de vers de terre, d'une circulation préférentielle d'eau (Bundt *et al.*, 2001) à une échelle plus grande liée à l'occupation du sol ou encore liée aux propriétés physiques du sol (texture, teneur en carbonates ou allophane). Ces hot spots peuvent aussi être définis dans le temps, on parle de « hot moments » ou de périodes de temps où les activités biologiques sont particulièrement élevées (McClain *et al.*, 2003). Parce que le fonctionnement microbiologique du sol -et la minéralisation du C organique- s'effectue à des échelles millimétrique, cette micro-hétérogénéité spatio-temporelle peut être une clé de compréhension essentielle dans l'étude des mécanismes de la vulnérabilité des écosystèmes aux perturbations (Girvan *et al.*, 2005; Griffiths *et Philippot* 2012; Fromin *et al.*, 2012). Le projet proposé se situe à une échelle spatiale fine, du mésocosme de quelques cm au millimètre et à une échelle temporelle à moyen terme (mois).

La prise en compte de l'hétérogénéité des milieux sur la résilience écologique face aux changements climatiques est généralement étudiée à l'échelle des paysages. Les objets de ces études concernent rarement le sol mais la conservation des habitats ou de la biodiversité. Ainsi il a été montré que la répartition spatiale fragmentaire ou continue des habitats et des populations animales était un facteur important de leur résilience aux perturbations (Opdam *et Wascher* 2004). A l'échelle de la parcelle, des

études sur des prairies montrent que l'hétérogénéité spatiale des habitats (microtopographie, distribution végétale et populations microbiennes diversifiées) encourage la résilience des communautés végétales de la prairie à la sécheresse (Steenwerth *et al.*, 2005; Godfree *et al.*, 2011). Ces notions sont-elles applicables au fonctionnement d'un sol au sein d'une même parcelle? Une étude au sein d'une forêt du Costa Rica montre que la diversité des essences d'arbres conduit à une hétérogénéité de la qualité des litières et du fonctionnement du sol à petite échelle, *i.e.* activité enzymatique, disponibilité des nutriments N et P (Keller *et al.*, 2013). Les auteurs de cette étude concluent que la réponse de ces systèmes hétérogènes aux perturbations climatiques ne peut être comprise qu'en prenant en compte l'hétérogénéité du sol. Les questions sur l'impact de perturbations climatiques sur l'organisation spatiale du fonctionnement du sol sont nombreuses : quels sont les processus de la résilience de la fonction de minéralisation des MO après une perturbation ? Existe-t-il une structure spatiale des impacts de la perturbation ? Le retour à un état d'équilibre se fait-il à partir de hot spots préexistants, avec une propagation en tache d'huile selon la distribution des sources d'énergie et du recouvrement de certaines propriétés entre elles (Van Nes et Scheffer 2005; Bestelmeyer *et al.*, 2011; Godfree *et al.*, 2011)? Peut-il y avoir effet de dominos entre les différentes zones ou sont-elles trop espacées pour interagir ? A quelle échelle faut-il envisager ces processus dans le sol où les distances de diffusion de solutés et de gaz sont courtes ?

L'objectif général de mon projet est de quantifier les modifications des stocks organiques après des perturbations climatiques et de répondre aux questions « L'hétérogénéité des substrats disponibles et des activités biologiques a-t-elle un rôle dans la réponse à la perturbation du système ? » « Les systèmes de culture privilégiant l'hétérogénéité sont-ils globalement plus résilients face aux perturbations ? » (Figure 28). Ce projet se déroule au sein de l'UMR Eco&Sols et tire parti des sites expérimentaux étudiés dans des projets précédents ou en cours au sein de l'UMR. Certains de ces sites comportent des sols carbonatés. Une étude spécifique des sols carbonatés et de la dynamique des carbonates face aux perturbations climatiques sera parallèlement conduite.

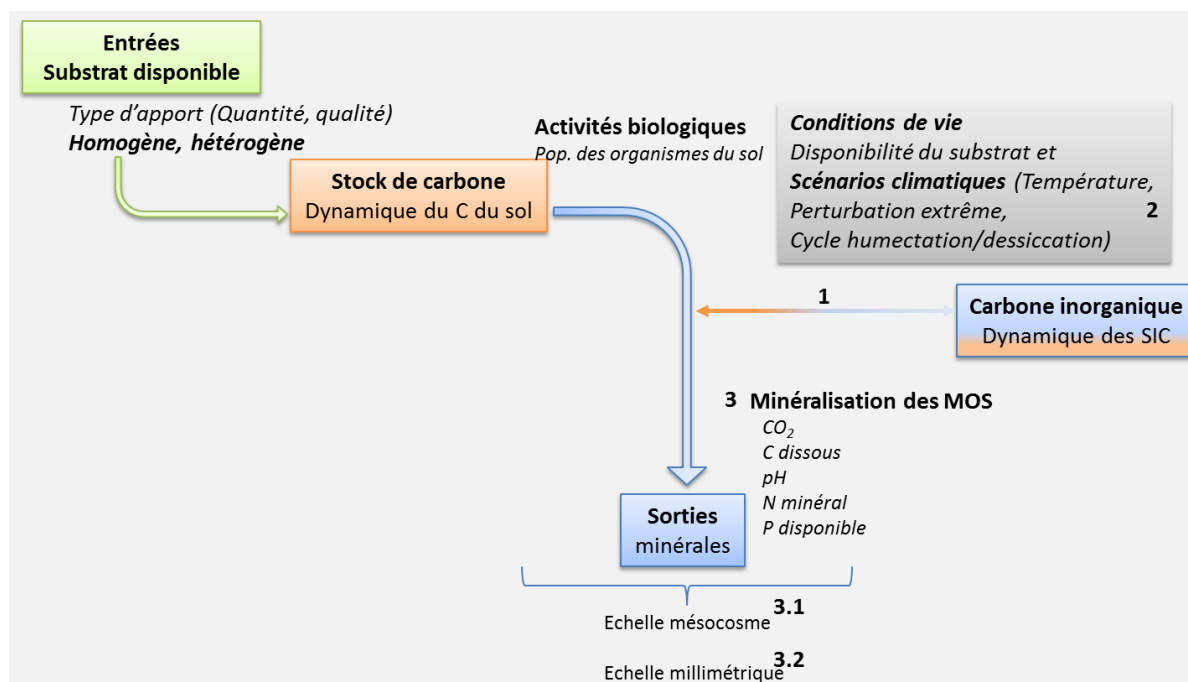


Figure 28: Organisation des différents travaux proposés dans le projet de recherche ; les chiffres en gras correspondent aux paragraphes de la partie projet de recherche.

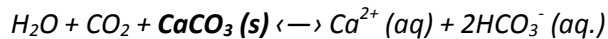
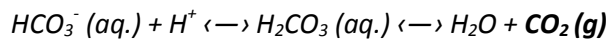
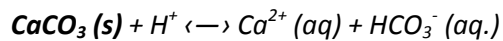
Le projet se décline en deux grandes parties. Une première partie focalisée sur la problématique des sols carbonatés et une seconde partie, plus importante, sur l'effet de la température et de l'humidité sur la minéralisation du C organique du sol selon le mode d'apport organique : quantité, qualité, localisation, hétérogénéité des substrats et des activités biologiques (Figure 28).

Ce projet a déjà été initié, je présenterai des premiers résultats et la suite que ces travaux devront prendre à court et moyen terme.

1. Perturbation climatique sur les dynamiques des C inorganiques du sol (SIC)

Le cycle global du carbone est de plus en plus étudié dans le contexte des changements climatiques (Conant et al., 2011; Hamdi et al., 2013). Le sol est le plus grand réservoir de carbone terrestre. Ce carbone est soit sous forme organique (Soil Organic Carbon, SOC) soit sous forme inorganique (Soil Inorganic Carbon, SIC). Globalement $\frac{2}{3}$ du C total est sous forme SOC et $\frac{1}{3}$ sous forme SIC (Batjes 1996). Les dynamiques du SOC sont plus étudiées que celles du SIC car les pools de SOC sont considérés plus dynamiques à court terme et surtout davantage impactés par les activités humaines que les pools de SIC (Lal 2004).

Toutefois des études récentes ont montré que les pools de SIC peuvent être déséquilibrés par des facteurs externes, tels que les pratiques culturales ou une modification du climat (Gocke et al., 2011; Emmerich 2003; Bertrand et al., 2007; Serrano-Ortiz et al., 2010). Ces perturbations peuvent conduire à des émissions de CO₂ provenant des carbonates à court terme (Figure 25). La dynamique des SIC semble de plus être liée à celle des SOC comme le montrent les équations régissant les équilibres entre les différentes formes de SIC dans les sols, sous forme solides (s), dissoutes (aq.) ou gazeuses (g.) :



Peu d'études existent encore pour évaluer la dynamique des pools de SIC dans un contexte de perturbations climatiques. Ces modifications climatiques peuvent affecter la dynamique du SIC soit directement, soit indirectement suite aux modifications des équilibres entre les stocks organiques et inorganiques du carbone du sol.

Hypothèse testée

La modification des cycles d'humectation/dessiccation et de la température vont modifier les équilibres entre les différentes formes de C solubles des sols carbonatés et ainsi augmenter les émissions de CO₂ du sol vers l'atmosphère.

Une étude méthodologique préalable est en effet nécessaire afin de déterminer la contribution des SIC et des SOC aux différents flux de C et de pouvoir tester cette hypothèse. Les principales questions de cette étude sont d'ordre méthodologique « quelles méthodes pour mesurer la contribution des SOC et des SIC aux teneurs en C et aux émissions de CO₂ des sols carbonatés? » et cognitive « Une modification du régime des pluies modifie-t-elle la dynamique à court terme des SIC des zones arides et semi-arides? »

1.1 Mesure des teneurs en SOC et SIC des sols. Quelles mesures préconiser ?

Cette question apparemment simple est toujours d'actualité dans les laboratoires d'analyses. Les méthodes de mesure des SOC couramment utilisées sont soit des méthodes d'oxydation soit des méthodes par combustion. Les méthodes d'oxydation (Walkley-Black) où le carbone organique est dosé par colorimétrie après oxydation de la matière organique par du bichromate de potassium en excès en milieu sulfurique posent des problèmes d'hygiène et sécurité. De plus l'oxydation des matières organiques peut être incomplète. Les méthodes actuellement privilégiées pour mesurer le C des sols sont les méthodes par combustion. Ces méthodes consistent en une combustion de l'échantillon, une séparation chromatographique des gaz de combustion dont le CO₂ et une détection du taux de CO₂ par conductibilité thermique. Ces méthodes par combustion déterminent le C total de l'échantillon, sans séparation des SOC des SIC. Elles nécessitent donc soit de connaître la teneur en SIC de l'échantillon soit de décarbonater l'échantillon avant sa combustion.

La teneur en SIC peut être déterminée par calcimètre Bernard où l'échantillon est placé en milieu acide afin de dégager les SIC sous forme de CO₂. Le volume de CO₂ ainsi dégagé est mesuré par le calcimètre. La décarbonatation de l'échantillon avant combustion et la mesure de sa teneur en C total, s'effectue par ajout d'acide chlorhydrique en excès (Harris *et al.*, 2001). Dans ce cas, il devient nécessaire de gérer les ions chlorure alors en excès dans l'échantillon pour préserver l'analyseur élémentaire. Ces méthodes sont longues et coûteuses et nécessitent un matériel adapté afin d'aspirer les vapeurs d'acide dues à la décarbonatation. La spectrométrie dans le proche ou le moyen infrarouge utilisée pour prédire de nombreuses propriétés du sol dont les teneurs en C (Barthès *et al.*, 2006) est peu coûteuse et semble prometteuse pour s'affranchir de ces problèmes de mesures.

Une première étude va être conduite en collaboration avec B. Barthès (IRD, Eco&Sols) sur un panel d'échantillons de sol carbonaté pour tester l'hypothèse : les teneurs en SIC peuvent être prédites par spectrométrie. Si cela est confirmé une analyse de C total sans décarbonatation sera suffisante pour connaître la teneur en SOC d'un échantillon de sol carbonaté. Cependant, il sera nécessaire d'être particulièrement vigilant aux échantillons fortement carbonatés et de faible teneur en matières organiques. L'objectif final est d'évaluer les différentes méthodes de mesures conduisant aux plus faibles incertitudes et à un coût raisonnable.

1.2 Mesure des contributions des SIC et des SOC aux émissions de CO₂

Des interrogations subsistent sur la manière d'estimer la contribution des SIC aux émissions globales de CO₂ du sol. La méthode simple utilisant l'analyse isotopique du carbone du CO₂ émis, présentée dans la partie synthèse des travaux, doit être étudiée plus précisément. Les différents fractionnements isotopiques du carbone entre ses formes solides, dissoutes et gazeuses (*Bottinga 1969; Skidmore et al., 2004*) doivent être quantifiés dans le contexte d'incubation au laboratoire et pris en compte. De même les conditions d'incubation du sol dans une atmosphère plus ou moins concentrée en CO₂ semblent aussi jouer sur les équilibres du carbone entre ses différentes formes solides, liquides et gazeuses (*Pumpanen et al., 2004*). Les contributions des SIC aux émissions globales de CO₂ calculées sont-elles le fait d'artefact de la méthode de mesure ? Si la teneur totale en SIC n'explique pas les émissions de CO₂ provenant des SIC (*Bertrand et al., 2007*) quel est le facteur explicatif de la grande variabilité des résultats observée ? Une mesure du calcaire actif, partie du SIC sensible à la dissolution, peut-elle expliquer ces résultats ? La spectrométrie dans le moyen infra-rouge peut-elle nous aider à comprendre la dynamique des SIC (*Barthès et al., Soumis*) ?

C'est à l'ensemble de ces questions que ce projet cherchera quelques réponses afin de pouvoir traiter la question principale de la dynamique des SIC face aux perturbations climatiques.

1.3 Mesure de l'impact des cycles d'humectation/dessiccation et des variations de température sur les émissions de CO₂ de sols carbonatés vers l'atmosphère.

L'impact d'une augmentation de la fréquence des cycles d'humectation/dessiccation dans un contexte de hausse des températures sur les émissions de CO₂ de sols carbonatés sera mesuré par des incubations en laboratoire et des analyses isotopiques du CO₂. Les échantillons de sols choisis seront de différentes teneurs en SIC et en calcaire actif afin de déterminer le rôle des carbonates dans les émissions de CO₂ du sol vers l'atmosphère.

L'expérimentation devra ensuite combiner plusieurs cycles d'humectation/dessiccation représentatifs de différentes fréquences de précipitations et plusieurs températures d'incubation pour déterminer le Q₁₀ des émissions de CO₂ selon l'humidité du sol. Ces expérimentations pourront s'effectuer dans le cadre des incubations de sols de la partie 3 du projet de recherche. L'objectif est centré ici sur la dynamique du C inorganique, du C dissous et du pH afin de comprendre les équilibres dynamiques des différentes formes de C dans les sols.

2. Quels scénarios climatiques tester ?

Les scénarios climatiques extrêmes tels que de longues périodes de sécheresse suivies d'une forte pluie ou de vague de chaleur seront privilégiés. Température et cycles d'humectation/dessiccation seront manipulés en laboratoire lors d'incubations d'une vingtaine de grammes de sol.

2.1 Des cycles humectation/dessiccation

Les perturbations hydriques modifient la dynamique de minéralisation des matières organiques. Les quantités d'eau mais aussi leur répartition dans le temps impacte le niveau de minéralisation des matières organiques (Miller *et al.*, 2005). L'impact des cycles d'humectation/dessiccation sur la minéralisation des matières organiques et sur la dynamique des SIC sera suivi dans plusieurs systèmes agro-écologiques présentés dans le paragraphe 3.

Les cycles d'humectation/dessiccation allongeront plus ou moins la période de sécheresse entre 2 épisodes pluvieux tels que dans l'expérimentation de Lionel Yemadje (Figure 29) ou celles de (Miller *et al.*, 2005; Xiang *et al.*, 2008).

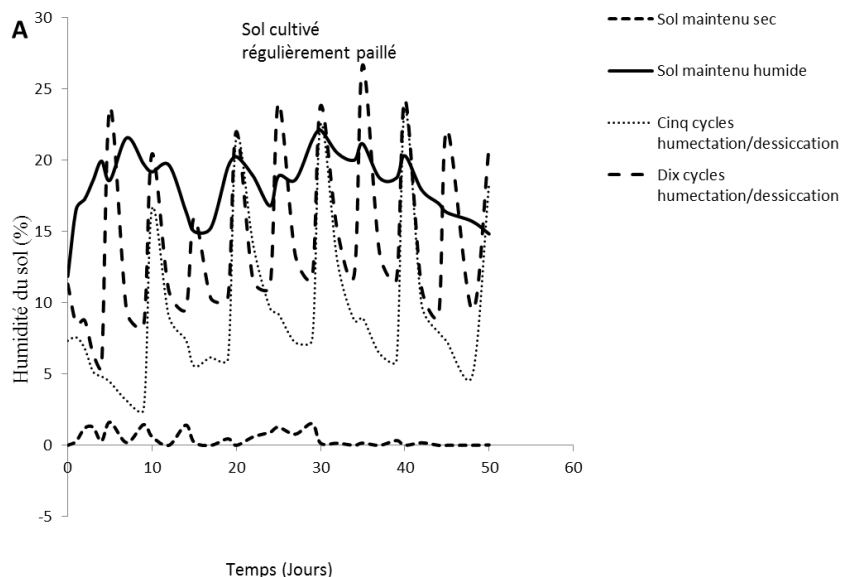


Figure 29 Figure issue de la thèse de Lionel Yemadje (Directeur de thèse M. Bernoux, thèse en cours que je co-encadre sur les expérimentations au laboratoire). L'humidité du sol a été manipulée en saison sèche (Nord Cameroun) sur un sol cultivé en mil. Le sol est soit maintenu sec, soit maintenu humide par irrigation régulière, soit irrigué à intervalles réguliers. Deux taux de fréquences ont été testés. Le volume d'eau global apporté sur les 50 jours est le même dans les 3 traitements irrigués.

2.2 Des vagues de chaleur

La fréquence de vagues de chaleur sera testée en incubation contrôlée de laboratoire. Les températures associées à ces vagues de chaleur dépendront de la région de prélèvement des échantillons. Elles devront être de l'ordre du maximum de température enregistré de la région ; par exemple 50°C en Tunisie comme illustrée dans la Figure 30).

La fréquence de ces vagues de chaleur sera manipulée de manière analogue à celle de la fréquence des pluies. L'objectif est de tester l'impact de la durée de la vague de chaleur et de ses fréquences (Figure 30). Deux traitements témoins ayant une température moyenne identique au traitement « vague de chaleur » seront comparés aux traitements dont les températures varient.

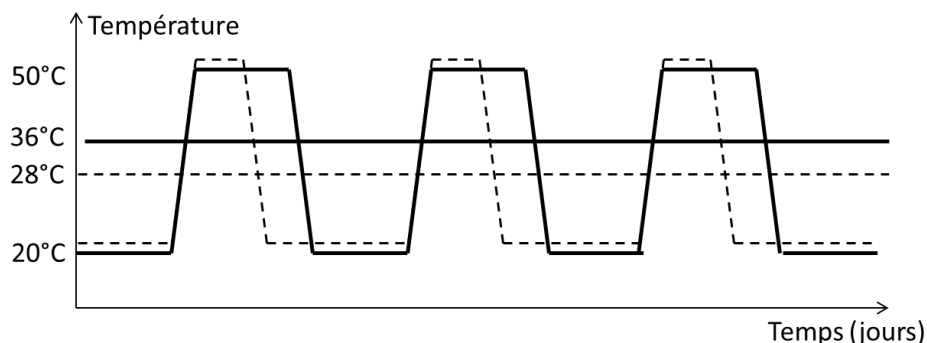


Figure 30 Manipulation de vagues de chaleur (Vague « pointillée » deux fois plus courte que vague « ligne continue ») sur 3 cycles. 28°C est la température moyenne du traitement « pointillé » dont les vagues de chaleur de 50°C durent de 2 jours, 36.5°C est la température moyenne du traitement dont les vagues de chaleur durent 4 jours.

Les périodes de sécheresse seront associées ou non à des vagues de chaleur. Les plans d'expérience risquent d'être rapidement difficiles à réaliser en fonction du nombre d'échantillons de sol à incuber (type de sols différents, sols \pm amendements, répétitions).

La première étape sera de faire des priorités et de se rapprocher de statisticiens/modélisateurs pour nous aider dans les choix de valeurs de température et d'humidité à tester. Il existe de nombreux modèles pour simuler les effets de température et d'humidité du sol sur les dynamiques de matières organiques mais peu d'entre eux essaient de combiner les deux facteurs (Rodrigo et al., 1997). Les validations de prédictions de ces modèles prenant en compte à la fois des variations d'humidité et de température sur la dynamique du carbone ne sont pas encore satisfaisantes (Bauer et al., 2008). Des manipulations de laboratoire pour connaître les mécanismes et obtenir des données expérimentales sont nécessaires pour ajuster les modèles qui restent encore dans le flou pour prédire la dynamique du carbone des sols face aux perturbations climatiques. Une collaboration entre manipulateurs et modélisateurs est donc souhaitable.

3. Effet de perturbations climatiques sur la minéralisation du C organique du sol selon la distribution des substrats et des activités biologiques

La température et l'humidité du sol sont des facteurs déterminant la minéralisation du C organique du sol. Cette problématique ancienne est à nouveau d'actualité pour comprendre la vulnérabilité des stocks organiques des sols aux changements climatiques, i.e. augmentation des températures moyennes, modification des régimes de pluies et fréquence accentuée des événements extrêmes.

Ces processus peuvent être importants à prendre en compte dans les bilans de carbone des sols notamment dans les régions où les conditions climatiques varient et où les stocks organiques sont

faibles. Ainsi dans les zones semi-arides et arides les cycles d'humectation/dessiccation du sol des périodes de transition entre saison sèche et saison humide stimulent la minéralisation de C et d'N organique (*Cable et al.*, 2013; *Sponseller* 2007). Ce phénomène est parfois appelé *Birch effect* (*Birch* 1960). Ces épisodes pluvieux sur sols secs expliquent la majeure partie des émissions annuelles de CO₂ et contrôlent les stocks de MO de ces sols souvent pauvres en nutriments (*Miller et al.*, 2005).

La plupart des travaux expérimentaux ne traitent que d'un seul facteur, la température ou l'humidité du sol. L'indépendance de ces deux facteurs sur les processus de minéralisation des matières organiques des sols est pourtant peu probable. Il a été montré que la sensibilité de la matière organique à l'augmentation de température (Q₁₀) décroît lorsque les précipitations sont réduites (*Poll et al.*, 2013; *Suseela et al.*, 2012) jusqu'à annuler l'effet température en période de sécheresse (*Schindlbacher et al.*, 2012). Il a de plus été montré que les impacts de l'humidité du sol sur le Q₁₀ (*Suseela et al.*, 2012) ou des vagues de chaleur sur les populations microbiennes (*Bérard et al.*, 2012) dépendaient de l'histoire hydrique du sol.

Les changements climatiques modifient à la fois la disponibilité de substrats facilement décomposables et les populations de microorganismes actifs pour les décomposer. Ainsi la littérature abondante sur ce sujet note à la suite de changements d'humidité du sol ou de température du sol des modifications

- de la production végétale (*Thomey et al.*, 2011),
- des populations microbiennes des sols, de leur composition, de leur activité et de leur turn-over (*Butterly et al.*, 2009; *Frey et al.*, 2008; *Meisner et al.*, 2013; *Xiang et al.*, 2008; *Feng et Simpson* 2009),
- de la disponibilité des matières organiques aux décomposeurs, par libération de contenus cellulaires, d'exoenzymes (*Van Gestel et al.*, 1991; *Miller et al.*, 2005), par solubilisation ou déprotection de matières organiques piégées dans une structure du sol sensible à la réhumectation rapide du sol (*Cosentino et al.*, 2006; *Denef et al.*, 2001), par une meilleure diffusion de substrats dans les sols avec la température (*Agren et Wetterstedt* 2007), ou au contraire réduction de la disponibilité des matières organiques par acquisition de propriétés hydrophobes après de longues périodes sèches (*Borken et Matzner* 2009).

Malgré l'abondance de littérature sur le sujet, les résultats des expérimentations sont contrastés. Par exemple, concernant la sensibilité des populations microbiennes aux changements climatiques : des changements de biomasse et de structure des communautés microbiennes suite à un stress climatique ont été observés dans quelques environnements tempérés (*Feng et Simpson* 2009; *Frey et al.*, 2008; *Manzoni et al.*, 2012). Certaines études montrent que les filaments de champignons (Fungi) souvent localisés dans des plus grands pores ou en surface des agrégats sont plus sensibles aux périodes de sécheresse contrairement aux bactéries localisées dans des pores plus petits (*Denef et al.*, 2001; *Tisdall et Oades* 1982). Toutefois d'autres études montrent le contraire (*Cosentino et al.*, 2006; *Barnard et al.*, 2013). Mais ces modifications de composition de populations microbiennes modifient-elles la fonction de minéralisation des matières organiques ? Certaines études montrent des modifications majeures des populations microbiennes en termes de composition et de physiologie suite à augmentation de température (*Bérard et al.*, 2011; *Bradford et al.*, 2008; *Chotte et al.*, 2012) alors que d'autres ne

justifient les variations de minéralisation des SOC uniquement par des variations de disponibilité du substrat (*Kirschbaum* 2000). Les deux facteurs sont probablement liés. (*Orwin et Wardle* 2005) montrent ainsi que dans un milieu moins riche en ressources organiques, les microorganismes sont moins actifs, ont une croissance plus lente et sont alors plus résistants au séchage du sol.

Toutefois, très peu d'études ont concerné jusqu'ici les activités des populations microbiennes des sols des zones tropicales, où les perturbations climatiques sont de plus en plus fréquentes et engendrent des modifications qui pourront affecter la minéralisation du carbone organique du sol. Des résultats contrastés existent aussi concernant les modifications de disponibilité des substrats aux décomposeurs suite aux perturbations climatiques. S'il semble acquis que les cycles de dessiccation/humectation augmentent globalement la disponibilité de matières organiques aux microorganismes du sol, il n'est pas toujours montré que les augmentations de minéralisation lors des événements pluvieux compensent les faibles minéralisations de matières organiques lors des périodes sèches (*Borken et Matzner* 2009). Les effets de la température sur l'augmentation de la minéralisation des matières organiques du sol sont eux aussi contrastés. Les matières organiques récalcitrantes sont généralement dites plus sensibles à l'augmentation de température que les matières organiques labiles (*Hamdi et al.*, 2013) sans qu'un consensus ne se dégage sur ce résultat ni sur la définition des matières organiques labiles et récalcitrantes ou protégées (*Conant et al.*, 2011).

En conclusion, les processus de déstabilisation de la matière organique dépendent des teneurs en SOC du sol (*Fierer et Schimel* 2002; *Harrison-Kirk et al.*, 2013; *Orwin et Wardle* 2005) et peuvent donc être hétérogènes sur une même parcelle selon son mode d'occupation (*Sponseller* 2007). Une première expérimentation conduite par Lionel Yemadje sur des sols sableux et pauvres en matières organiques du Nord Cameroun en 2014 a ainsi montré que la fréquence des apports d'eau augmentait les émissions globales de CO₂ en présence de pailles et diminuait les émissions en absence de paille. (*Cable et al.*, 2013) ont aussi montré que les impacts des cycles d'humectation/dessiccation sur les émissions de CO₂ sont variables dans l'espace selon les microsites considérés, sol sous arbustes, sous herbes ou dans des zones ouvertes d'une savane. Ces différentes réponses d'émissions de CO₂ aux perturbations climatiques peuvent être expliquées par différentes natures de MO selon les sites mais aussi par différentes réponses des respirations hétérotrophes et autotrophes aux perturbations (*Carbone et al.*, 2011). Les changements d'usage des sols modifient les entrées de carbone organique en quantité, en qualité et en répartition dans les sols selon la gestion des biomasses végétales restituées au sol. Ces biomasses peuvent être restituées soit de façon homogène dans la parcelle en mulch à la surface du sol ou enfoui par labour, soit de façon hétérogène par exemple dans les parcelles où la culture est conduite en ligne et où la gestion des interlignes est différente. Cette hétérogénéité dans la distribution des MO peut ainsi être seulement localisée sur les premiers centimètres du sol ou à différentes profondeurs du sol. Plusieurs projets de l'UMR Eco&Sols ont ainsi montré dans des parcelles cultivées en agroforesterie une hétérogénéité des teneurs en C, des populations microbiennes et des activités de respiration sur les lignes comparées aux inter-rangs. (cf. travaux de R. Cardinael culture de céréales en agroforesterie en France, de M. Peerawat en plantation d'Hévéa en Thaïlande ou de S. Diakhaté en parcelle de mil avec arbustes natifs au Sénégal).

La question est alors de savoir si cette hétérogénéité conduit aussi à une hétérogénéité des réponses de la minéralisation de la matière organique du sol à la température et l'humidité et en modifie la réponse globale. L'objectif est donc de caractériser l'hétérogénéité de la minéralisation du C organique puis d'étudier son évolution après un stress thermique ou hydrique. La biodisponibilité des nutriments (N et P) pourra aussi être étudiée suite à l'étude de la minéralisation de la matière organique.

Ce projet se décline en deux parties, une première dont l'objectif est de caractériser les effets de la température et de l'humidité sur la minéralisation de la matière organique à l'échelle du mésocosme, une seconde dont l'objectif est de caractériser ces effets dans des contextes hétérogènes de distribution de MO à l'échelle des hot spots définis précédemment (échelle millimétrique).

3.1 Echelle mésocosme

3.1.1 Caractérisation de l'hétérogénéité

L'identification de l'hétérogénéité, c'est-à-dire de la distribution spatiale des matières organiques et des populations favorisant la dégradation et la minéralisation de ces matières organiques sera réalisée dans différents systèmes de culture. Seront bien sûr privilégiés les systèmes de culture augmentant l'hétérogénéité. Les questions de cette partie sont « Quels paramètres, quel niveau d'hétérogénéité peut-on rencontrer dans les systèmes agroécologiques ? » et « Quelles hétérogénéités sont susceptibles d'impacter la réponse du sol aux perturbations ? ».

La réponse à ces questions passera par l'inventaire des systèmes agro écologiques et la caractérisation des niveaux d'hétérogénéité en surface et avec la profondeur lorsque les systèmes ont d'importantes biomasses racinaires en profondeur.

Cette caractérisation sera réalisée sur des parcelles conduites en agroécologie et étudiées au sein de l'UMR Eco&Sols : parcelles en agroforesterie, parcelles plantées (hévée) ou cultivées en présence d'arbuste (*Piliostigma senegalensis*), parcelles où sont associées céréales et légumineuses, parcelles où les apports de MO ou de résidus de culture sont hétérogènes (zaï).

L'hétérogénéité sera caractérisée en termes de teneur en C, rapport C/N, biomasse et composition des communautés microbiennes et biomasses racinaires. Cette hétérogénéité essentiellement représentée par les rangs et les inter-rangs sera comparée aux modes de cultures sans arbres, arbustes ou légumineuses.

La mesure de l'hétérogénéité doit permettre de définir l'échelle à laquelle les dépendances spatiales existent, c'est-à-dire de définir des zones influencées par la présence d'un arbre ou d'un apport de résidus de culture. Zones caractérisées par sa teneur en matières organiques, en matières organiques particulières, par ses biomasses racinaires, microbiennes. Les géostatistiques seront utilisées pour définir la répartition spatiale des variables étudiées.

L'objectif de cette première partie est de sélectionner des zones contrastées dans une même parcelle et d'en évaluer le niveau de différenciation.

3.1.2 Etude de perturbation sur ces systèmes

Une fois les zones contrastées définies, il s'agira d'étudier les différentes réponses de ces zones aux perturbations climatiques. L'objectif est de caractériser l'évolution de la variabilité spatiale de la minéralisation des MO après une perturbation climatique. Une première étude a été réalisée sur carré de 81 m² d'un sol ferralitique sous jachère (Lazaina, Madagascar) afin de caractériser la variabilité spatiale de l'activité microbienne du sol et d'en étudier l'évolution après un stress thermique.

Hypothèse testée

La variabilité spatiale de la minéralisation des matières organiques et de la biomasse microbienne est modifiée par un stress thermique (vague de chaleur).

La méthodologie employée a été de prélevée une centaine d'échantillons tous les mètres et de les incuber 7 jours à 20°C dans des conditions optimales d'humidité (-0.01 MPa). Les échantillons ont ensuite été soumis à un stress thermique (60°C, 24h) ou non (témoin). Les 100 incubations ont été réalisées par MicroRespTM sans ajout de substrat pendant 3 jours. La biomasse microbienne a été mesurée 3 jours après le stress après ajout de glucose (Bérard *et al.*, 2011).

Les principaux résultats sont (i) globalement une forte diminution de la biomasse microbienne et de l'activité microbienne juste après le stress (Figure 31) (ii) le stress thermique supprime la structure spatiale de l'activité et de la biomasse microbienne (Figure 32 et 33), (iii) le stress homogénéise la variabilité spatiale initiale de la minéralisation du C organique (Figure 32) et (iv) le retour à l'état d'équilibre retrouve la même structure spatiale d'avant le stress (Figure 34).

La décroissance de la biomasse microbienne pendant le stress explique en partie la chute de respiration des sols stressés après le stress (Figure 31). La décroissance de substrat labile associée à l'augmentation du quotient métabolique des microorganismes avec stress thermique sont d'autres explications (Kirchbaum, 1995 ; Hamdi *et al.* 2011).

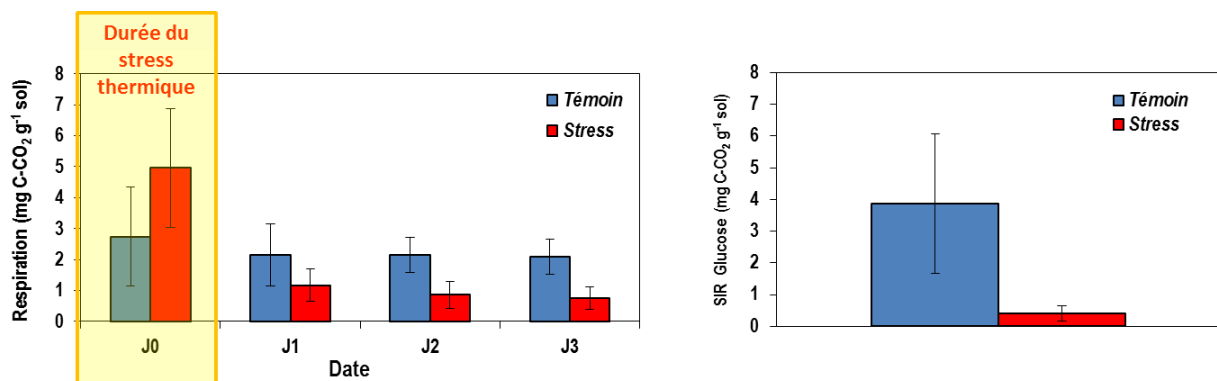


Figure 31 Emissions moyennes de CO₂ sur les 100 échantillons de sol pendant (j0) et les jours suivants le stress thermique (j1, j2, j3). Le stress thermique de 24h à 60°C stimule la respiration puis décroît fortement la respiration les jours suivants le stress (graphique de gauche). La biomasse microbienne est significativement diminuée par le stress thermique (graphique de droite).

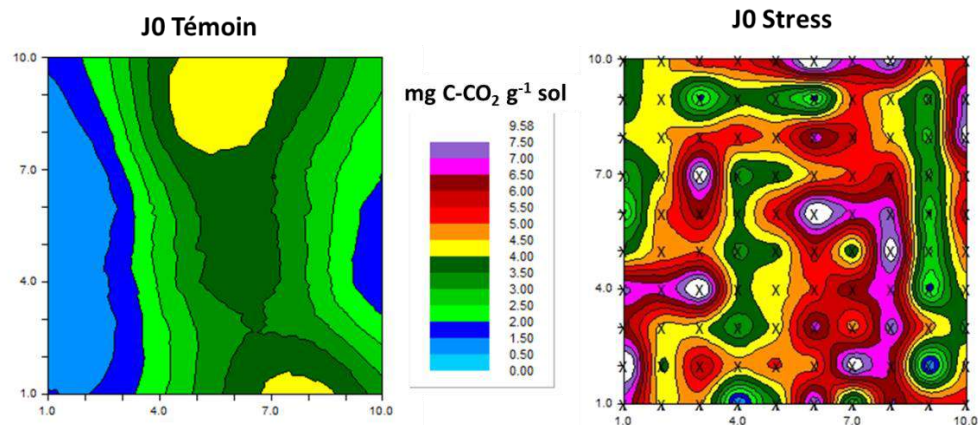


Figure 32 Distribution des émissions potentielles de CO_2 ($\text{mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ sol}$) sur carré de 81 m^2 de jachère pendant le stress thermique à 60°C (stress) ou non (témoin). Le stress thermique augmente les émissions de CO_2 et supprime l'organisation spatiale des émissions de CO_2 .

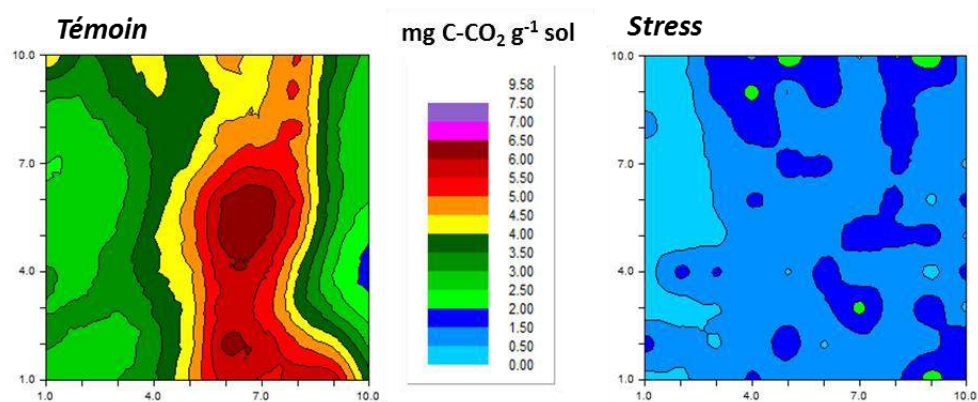


Figure 33 Distribution spatiale de la biomasse microbienne, déterminée par Substrate (Glucose)-Induced Respiration, après un stress thermique (Stress) et sans stress (Control).

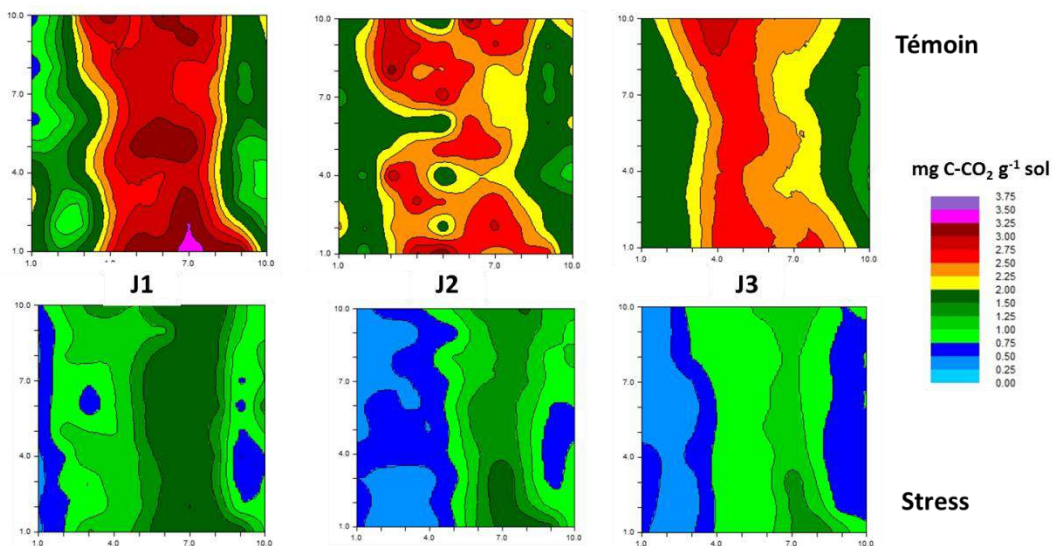


Figure 34 Evolution de la distribution spatiale des émissions de CO_2 après un stress thermique (stress) ou non (témoin). J1, J2 et J3 correspondent au premier, deuxième et troisième jour après le stress thermique.

Cette étude préliminaire n'a pas été répétée et donc n'a pas été publiée. Elle confirme les travaux de (Fromin et al., 2012) montrant que la structure spatiale des activités microbiennes est affectée par un stress climatique. Cette expérimentation devra être répétée sous différents mode d'occupation où l'hétérogénéité spatiale sera caractérisée et plus élevée que sous jachère.

Ce type d'expérimentation devrait permettre de définir quels niveaux d'hétérogénéités sont susceptibles de jouer un rôle dans la résilience des agrosystèmes aux perturbations climatiques.

Hypothèse testée

Les systèmes agroécologiques en privilégiant l'hétérogénéité de la répartition des matières organiques de sols et des populations microbiennes au sein d'une même parcelle, sont plus résilients que les systèmes homogènes aux perturbations climatiques

La méthodologie employée consiste en des incubations de sols issus des zones contrastées en teneur en matières organiques et populations microbiennes, par exemples des sols issus des rangs/interrangs d'une plantation agroforestière, selon des scénarios climatiques définis précédemment (§ 2). Les mesures effectuées au cours de ces incubations suivront la minéralisation du carbone organique, N et P minéral, population microbienne sur des pas de temps de l'ordre du mois.

Une étude est en cours sur ce thème à Madagascar (Projet PARRAF). La minéralisation de la matière organique (CO₂ émis, biodisponibilité de N (NH₄⁺ et NO₃⁻) et P (P résine)) est suivie sur 2 mois d'incubation après perturbations climatiques dans différents systèmes agro-écologiques. Les populations microbiennes des sols seront également étudiées sur les situations donnant des résultats contrastés.

3.1.3 Impact de l'hétérogénéité des ressources sur la résilience de la minéralisation du C organique

Hypothèse testée

La distribution spatiale du substrat organique modifie la réponse de sa minéralisation aux perturbations.

La méthodologie consiste en des incubations dans des conditions climatiques différentes de sol paillé où ont été effectuées des manipulations d'une même quantité de paille (+ ajouts complémentaire d'azote, si facteur limitant). Ces manipulations spatiales consistent à modifier la distribution du substrat : en tas plus ou moins serré ou mélangée de façon homogène. Les mesures seront les mêmes que précédemment : minéralisation du carbone organique, N minéral, population microbienne sur des pas de temps de l'ordre du mois.

(Orwin et Wardle 2005) ont montré que les microorganismes associés à *Trifolium repens* étaient plus résistants à la sécheresse que les microorganismes associés à *Lolium perenne*. En revanche les combinaisons de plante n'ont pas montré de résultat clair et sont très variables dans le temps. Les échantillonnages et analyses de sol classiques homogénéisent les prélèvements et perturbent la répartition de la matière organique et des organismes du sol. Dans l'étude précédente sur 81 m² de jachère, les prélèvements de sol tous les mètres ont réduit l'homogénéisation du sol mais isole les prélèvements les uns des autres. Ces différentes approches ne permettent donc pas de suivre dans la variabilité spatio-temporelle des propriétés et du fonctionnement du sol. L'objectif suivant est de développer de nouvelles techniques permettant un suivi non invasif du sol en place, à une échelle fine. Ce type de techniques relève de la proxidtection, qui commence à être développée pour la

caractérisation de l'état du sol de surface (texture, humidité, teneurs en matière organique, en N ou en différents métaux, capacité d'échange cationique...).

3.2 Echelle Millimétrique

L'objectif de cette partie est de caractériser l'hétérogénéité de la respiration du sol dans quelques scénarios climatiques. L'objectif est aussi de caractériser l'évolution de la variabilité spatiale de la respiration du sol par rapport à l'hétérogénéité du milieu, i.e. disponibilité de la ressource en matière organique, carbone soluble, humidité du sol, oxygénation, diversité des microorganismes (biomasse, diversité génétique, diversité catabolique).

Ces travaux s'appuieront sur la spectrométrie infrarouge et en particulier sur un outil émergeant l'imagerie hyperspectrale dans le visible et l'infrarouge (proche et moyen). L'imagerie hyperspectrale consiste à acquérir un spectre pour tous les pixels d'une image. Le spectre d'un échantillon, ici d'un pixel est informatif des propriétés de cet échantillon. La spectrométrie dans le proche infrarouge (PIR) et le moyen infrarouge (MIR) est une technique peu coûteuse et non destructive qui a démontré son potentiel de prédiction de caractéristiques physico-chimiques du sol telles que la teneur en eau, la texture, la teneur en carbone total et organique, la capacité d'échange cationique, le pH, la teneur en calcium et magnésium échangeables (*Soriano-Disla et al., 2014*). Cette technique a également donné des résultats satisfaisants pour la prédiction de paramètres biologiques (*Barthès et al., 2011*). C'est un outil de plus en plus utilisé dans la caractérisation d'échantillon de sol en général et à Eco&Sols. De plus, des études récentes ont montré l'intérêt de l'imagerie hyperspectrale dans le visible et proche infrarouge (VisNIR) pour spatialiser des propriétés de produits végétaux avec une résolution élevée, de l'ordre de la dizaine de μm (*Vigneau et al., 2011*). Des essais en collaboration avec l'UMR ITAP (Irstea, Alexia Gobrecht, Nathalie Gorretta) ont eu lieu en 2012 et montrent qu'il est aussi possible de spatialiser des émissions de CO_2 à cette même résolution, à condition de résoudre la question délicate de l'étalonnage (*Benoit et al., 2012*).

Le premier enjeu sera de tester différentes techniques spectrométriques PIR et MIR pour appréhender la variabilité physico-chimique et biologique du sol à une échelle de l'ordre du millimètre. Cette étude de faisabilité pourrait déboucher sur la validation de méthodes innovantes de suivi temporel et spatial de cette variabilité.

Hypothèse testée

L'imagerie hyperspectrale en proxidétection est un bon outil pour suivre la variabilité spatio temporelle de la minéralisation des matières organiques du sol dans le temps.

L'objectif est donc de développer l'imagerie hyperspectrale permettant un suivi non invasif du sol en place, à une échelle fine. Plusieurs méthodes d'analyse des spectres seront évaluées, soit par analyse des pics (moyen infrarouge), soit par différents étalonnage selon les propriétés choisies (humidités, pH, qualités des substrats). Dans le contexte qui intéresse le projet on essaiera de déterminer l'intensité de la perturbation qui est détectable, quels sont les hot spots détectables et quels sont leurs signatures spectrales. Quelle précision peut-on associer à la mesure ?

Une étude a déjà été conduite pour répondre en partie à ces questions, en collaboration avec Nathalie Gorretta et Alexia Gobrecht de l'UMR ITAP au cours d'un stage de fin d'étude de l'ENSAIA de Marie Benoit co-encadrée avec B. Barthès (Eco&Sols).

Des mésocosmes de 4 kg de sol, d'une surface de 400 cm² ont été incubés 28 jours dans des conditions contrôlées de température et d'humidité avec ou sans stress thermique initial (60°C pendant 24 h). Plusieurs images hyperspectrales de chaque mésocosme ont été acquises dans le temps. La caméra hyperspectrale permet d'acquérir un spectre (415-993 nm) par pixel (0.04 mm²) sur l'ensemble du mésocosme. Pour pouvoir "convertir" le spectre de chaque pixel de chaque image de mésocosme en valeur de respiration du sol, une gamme d'étalons, de 15 g de sol chacun, censés représenter toutes les conditions susceptibles d'être rencontrées sur les mésocosmes a été constituée. La gamme étalon a été construite avec différentes quantités de paille en surface, différentes humidités de sol et la présence ou non de stress thermique initiale (Figure 35). Ces étalons ont été incubés dans les mêmes conditions que les mésocosmes. Leur respiration a été mesurée par des mesures classiques d'incubation de sol en bocaux, en même temps qu'étaient acquises des images hyperspectrales. Un modèle de prédiction a ensuite été construit en ajustant le spectre moyen de chaque étalon sur la mesure de respiration correspondante. Ce modèle permet de prédire la distribution spatiale de l'activité microbienne de chacun des pixels des images et son évolution au cours du temps.

Les principaux résultats sont (i) la spectrométrie infra-rouge (415-993 nm) permet de prédire les émissions de CO₂ de sol, (ii) l'utilisation de la caméra hyperspectrale permet de spatialiser les émissions de CO₂ d'un plateau de sol et d'en suivre l'évolution (Figure 36), (iii) les zones à forte activité minéralisatrice sont associées à la présence de racines mortes ou de débris de paille (Figure 36), (iv) les variations temporelles de ces zones ne sont pas identiques selon les résidus végétaux (Fig. 36 + vignettes).

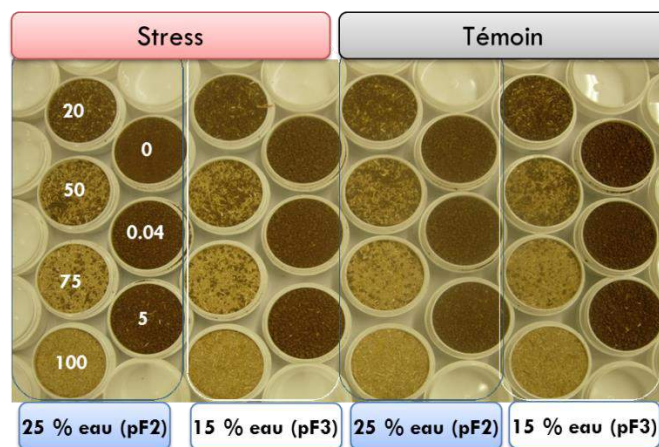


Figure 35 Echantillons de la gamme étalon afin d'établir un modèle de prédiction en ajustant le spectre moyen de chaque surface d'étalon à ses émissions de CO₂. La gamme étalon fait varier les quantités de pailles en surface (0 ; 0,04 ; 5 ; 20 ; 50 ; 75 et 100 % de volume de paille/volume de sol), les quantités d'eau ajoutée (pF2 = -0.01 MPa, pF3= -0.1 MPa) et la présence ou non d'un stress thermique à 60°C avant incubation.

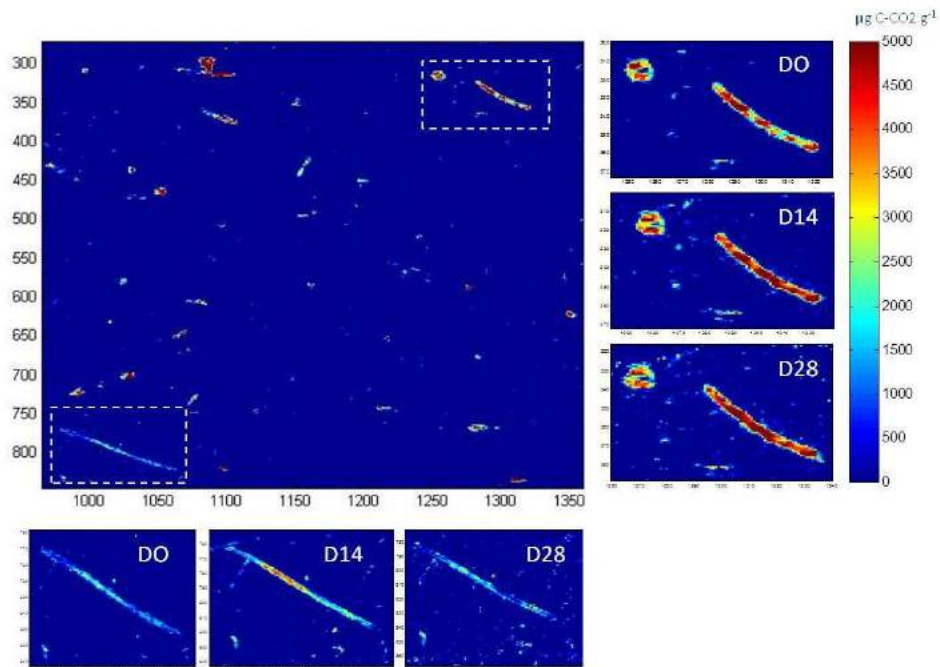


Figure 36 Cartes de prédictions du CO_2 cumulé en $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ sol}$ d'un mésocosme qui n'a pas connu de stress thermique. Les vignettes sont des zooms de résidus végétaux et leur évolution dans le temps (D0 : première image, D14 : après 14 jours d'incubation, D28 : après 28 jours d'incubation).

Toutefois, il est difficile avec ces cartes de caractériser une résidusphère ; c'est-à-dire une zone périphérique autour des résidus dans laquelle l'activité est différente de celle du reste du sol. De même, les cartes des mésocosmes ayant subi ou non un stress thermique ne diffèrent pas notablement. Des études quantitatives supplémentaires sont nécessaires pour approfondir ces résultats.

Le projet se propose donc de poursuivre et d'approfondir cette étude préliminaire. Plusieurs pistes existent

- Une manipulation de la distribution des résidus de culture en quantité et en qualité permettra d'accentuer les contrastes de réponse de minéralisation des résidus aux perturbations climatiques et d'observer ces hot spots. Les ajouts de paille sur les mésocosmes étaient trop faibles pour observer des hot spots bien définis. L'étude des étalons de sol montre que le stress thermique réduit davantage les émissions de CO_2 sur les sols paillés que sur les sols non paillés.
- L'utilisation de spectres dans le moyen infra-rouge plus informatif sur la qualité chimique des matières organiques que le proche infra-rouge pour affiner les modèles et/ou modéliser d'autres paramètres du sol (pH, humidité, activité enzymatiques)

Lorsque la méthodologie du suivi spatio-temporel des hot spots sera opérationnelle, de nombreuses questions sur les mécanismes de la résilience d'une fonction du sol pourront être posées :

- Le fonctionnement du sol est-il la somme du fonctionnement de ces hot spots ?
- La résilience d'une fonction se fait-elle à partir des hot spots préexistants ? A quelles échelles jouent-ils ? Quelle densité de ces hot spots est nécessaire ?
- La préservation ou l'augmentation de la densité de hot spots favorise-t-elle la résilience d'une fonction donnée ?

Conclusion sur le projet de recherche Perturbation climatiques et stock organique du sol

Face au risque de perte de production suite à des événements climatiques, la résilience de la production agricole est un enjeu important. Le travail proposé prend part à la définition de stratégies d'adaptation de l'agriculture face à ce défi. Les impacts des perturbations climatiques sur les stocks de carbone des sols ne seront détectables que sur le long terme. Des expérimentations de terrain et de longues durées seront alors nécessaires pour valider les résultats des travaux de laboratoires proposés dans mon projet de recherche, travaux limités dans le temps et dans l'espace (Luo et al., 2011). L'objectif de mon projet est davantage de comprendre les mécanismes de fonctionnement des sols face à des perturbations climatiques que la quantification de ces effets à l'échelle de l'agroécosystème. Ainsi les résultats de ces travaux pourront alimenter des modèles de dynamique du carbone prenant en compte la distribution spatiale des activités biologiques bactéries et des matières organiques dans les sols tels que les modèles MIOR (Masse et al., 2007) ou SWORM (Blanchart et al., 2009). Des ajustements de ces modèles face à des perturbations climatiques pourraient être testés dans ce sens. Le développement de ces modèles sera effectué par collaborations. De même la mise en place et l'adoption de nouveaux itinéraires techniques pour s'adapter aux changements climatiques dépassent mon projet de recherche et sont à rechercher dans les domaines socio-écologiques (Jackson et al., 2012).

Références

- Abiven, S., Menasseri, S., Angers, D.A., Leterme, P. (2007): Dynamics of aggregate stability and biological binding agents during decomposition of organic materials. *Eur J Soil Sci* 58, 239-247.
- Abiven, S., Recous, S., Reyes, V., Oliver, R. (2005): Mineralisation of C and N from root, stem and leaf residues in soil and role of their biochemical quality *Biology and Soil Fertility* 42, 119-128.
- Agren, G.I., Wetterstedt, J.A.M. (2007): What determines the temperature response of soil organic matter decomposition? *Soil Biol Biochem* 39, 1794-1798.
- Amato, M., Jackson, R.B., Butler, J.H.A., Ladd, J.N. (1984): Decomposition of plant material in Australian soils. II. Residual organic ¹⁴C and ¹⁵N from legume plant parts decomposing under field and laboratory conditions. *Aust. J. Soil. Res.* 22, 331-341.
- Ananyeva, K., Wang, W.J., Smucker, A., Rivers, M.L., Kravchenko, A. (2013): Can intra-aggregate pore structures affect the aggregate's effectiveness in protecting carbon? *Soil Biol Biochem* 57, 868-875.
- Angers, D.A. (1992): Changes in soil aggregation and organic carbon under corn and alfalfa. . *Soil Sci Soc Am J* 56, 1244-1249.
- Balabane, M., Plante, A.F. (2004): Aggregation and carbon storage in silty soil using physical fractionation techniques. *Eur J Soil Sci* 55 415-427.
- Baldock, J.A., Skjemstad, J.O. (2000): Role of the soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack. *Org Geochem* 31, 697-710.
- Balesdent, J., Chenu, C., Balabane, M. (2000): Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil Tillage Res.* 53, 215-230.
- Barnard, R.L., Osborne, C.A., Firestone, M.K. (2013): Responses of soil bacterial and fungal communities to extreme desiccation and rewetting. *Isme Journal* 7, 2229-2241.
- Barthès, B.G., Brunet, D., Ferrer, H., Chotte, J.L., Feller, C. (2006): Determination of total carbon and nitrogen content in a range of tropical soils using near infrared spectroscopy: influence of replication and sample grinding and drying. *Journal of Near Infrared Spectroscopy* 14, 341-348.

- Barthès, B.G., Brunet, D., Rabary, B., Ba, O., Villenave, C. (2011): Near infrared reflectance spectroscopy (NIRS) could be used for characterization of soil nematode community. *Soil Biol Biochem* 43, 1649-1659.
- Barthès, B.G., Kouakoua, E., Hmaidj, K., Gallali, T., Clairotte, M., Bernoux, M., Bourdon, E., Toucet, J., Jolivet, C., Chevallier, T. (Soumis): Studying the physical protection of soil carbon with quantitative infrared spectroscopy. *Soil Biol Biochem*.
- Basile-Doelsch, I., Amundson, R., Stone, W.E.E., Masiello, C.A., Bottero, J.Y., Colin, F., Masin, F., Borschneck, D., Meunier, J.D. (2005): Mineralogical control of organic carbon dynamics in a volcanic ash soil on La Réunion. *Eur J Soil Sci* 56, 689-703.
- Batjes, N.H. (1996): Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur J Soil Sci* 47, 151-163.
- Bauer, J., Herbst, M., Huisman, J.A., Weihermueller, L., Vereecken, H. (2008): Sensitivity of simulated soil heterotrophic respiration to temperature and moisture reduction functions. *Geoderma* 145, 17-27.
- Benoit, M., Chevallier, T., Gobrecht, A., Gorretta, N., Roger, J.M., Barthes, B. (2012): Micro-hétérogénéité spatiale de la fonction de respiration du sol ; effet d'un stress thermique: Journées d'Etude de sols: Versailles
- Bérard, A., Ben Sassi, M., Renault, P., Gros, R. (2012): Severe drought-induced community tolerance to heat wave. An experimental study on soil microbial processes. *J Soil Sediment* 12, 513-518.
- Bérard, A., Bouchet, T., Sévenier, G., Pablo, A.L., Gros, R. (2011): Resilience of soil microbial communities impacted by severe drought and high temperature in the context of Mediterranean heat waves. *European Journal of Soil Biology* 47, 333-342.
- Bernoux, M., Chevallier, T. (2013): Le carbone dans les sols des zones sèches. Une multifonctionnalité indispensable. Dossier thématiques du CSFD (Comité Scientifique Français de la Désertification).
- Bertrand, I., Delfosse, O., Mary, B. (2007): Carbon and nitrogen mineralization in acidic, limed and calcareous agricultural soils: Apparent and actual effects. *Soil Biol Biochem* 39, 276-288.
- Bestelmeyer, B.T., Goolsby, D.P., Archer, S.R. (2011): Spatial perspectives in state-and-transition models: a missing link to land management? *Journal of Applied Ecology* 48, 746-757.
- Birch, H.F. (1960): Nitrification in soils after different periods of dryness. *Plant and Soil* 12, 81-96.
- Blanchart, E., Albrecht, A., Chevallier, T., Hartmann, C. (2004): The respective roles of roots and earthworms in restoring physical properties of Vertisol under a *Digitaria decumbens* pasture (Martinique, WI). *Agr Ecosyst Environ* 103, 343-355.
- Blanchart, E., Marilleau, N., Chotte, J.L., Drogoul, A., Perrier, E., Cambier, C. (2009): SWORM: an agent-based model to simulate the effect of earthworms on soil structure. *Eur J Soil Sci* 60, 13-21.
- Blaud, A., Chevallier, T., Virto, I., Pablo, A.L., Chenu, C., Brauman, A. (2014): Bacterial community structure in soil microaggregates and onparticulate organic matter fractions located outside or inside soil macroaggregates. *Pedobiologia* 57, 191-194.
- Blaud, A., Lerch, T.Z., Chevallier, T., Nunan, N., Chenu, C., Brauman, A. (2012): Dynamics of bacterial communities in relation to soil aggregate formation during the decomposition of ¹³C-labelled rice straw. *Appl Soil Ecol* 53, 1-9.
- Borken, W., Matzner, E. (2009): Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils. *Glob Change Biol* 15, 808-824.
- Bossuyt, H., Six, J., Hendrix, P.F. (2002): Aggregate-protected carbon in no-tillage and conventional tillage agroecosystems using carbon-14 labeled plant residue. *Soil Sci Soc Am J* 66, 1965-1973.
- Bottinga, Y. (1969): Calculated fractionation factors for carbon and hydrogen isotope exchange in the system calcite-carbon dioxide-graphite-methane-hydrogen-water vapor. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 33, 49-64.
- Boudot, J.P., Bel Hadj, B.A., Choné, T. (1986): Carbon mineralization in Andosols and aluminium-rich highlands soils. *Soil Biology & Biochemistry* 18, 457-461.

- Bradford, M.A., Davies, C.A., Frey, S.D., Maddox, T.R., Melillo, J.M., Mohan, J.E., Reynolds, J.F., Treseder, K.K., Wallenstein, M.D. (2008): Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecol Lett* 11, 1316-1327.
- Bundt, M., Widmer, F., Pesaro, M., Zeyer, J., Blaser, P. (2001): Preferential flow paths: biological 'hot spots' in soils. *Soil Biol Biochem* 33, 729-738.
- Butterly, C.R., Buenemann, E.K., McNeill, A.M., Baldock, J.A., Marschner, P. (2009): Carbon pulses but not phosphorus pulses are related to decreases in microbial biomass during repeated drying and rewetting of soils. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 1406-1416.
- Buurman, P., Peterse, F., Almendros Martin, G. (2007): Soil organic matter chemistry in allophanic soils: a pyrolysis-GC/MS study of a Costa Rican Andosol catena. *Eur J Soil Sci* 58, 1330-1347.
- Buyanovsky, G.A., Aslam, M., Wagner, G.H. (1994): Carbon turnover in soil physical fractions. *Soil Sci Soc Am J* 58, 1167-1173.
- Cable, J.M., Ogle, K., Barron-Gafford, G.A., Bentley, L.P., Cable, W.L., Scott, R.L., Williams, D.G., Huxman, T.E. (2013): Antecedent conditions influence soil respiration differences in shrub and grass patches. *Ecosystems* 16, 1230-1247.
- Carbone, M., Still, C., Ambrose, A., Dawson, T., Williams, A.P., Boot, C., Schaeffer, S., Schimel, J.P. (2011): Seasonal and episodic moisture controls on plant and microbial contributions to soil respiration. *Oecologia* 167, 265-278.
- Chenu, C., Le Bissonnais, Y., Arrouays, D. (2000): Organic Matter Influence on Clay Wettability and Soil Aggregate Stability *Soil Sci Soc Am J* 64, 1479-1486.
- Chenu, C., Plante, A.F. (2006): Clay-sized organo-mineral complexes in a cultivation chronosequence: revisiting the concept of the 'primary organo-mineral complex'. *Eur J Soil Sci* 57, 596-607.
- Chenu, C., Stotzky, G. (2002): Inter-actions between microorganisms and soil particles : An overview. In P. M. Huang, J. M. Bollag and N. Senesi: *Applied Geochemistry IUPAC*. Wiley and Sons: New York, 3-40.
- Chevallier, T., Blanchart, E., Albrecht, A., Feller, C. (2004): The physical protection of soil organic carbon in aggregates: a mechanism of carbon storage in a Vertisol under pasture and market gardening (Martinique, West Indies). *Agr Ecosyst Environ* 103, 375-387.
- Chevallier, T., Blanchart, E., Toucet, J., Bernoux, M. (2011a): Methods to estimate aggregate protected soil organic carbon - 2 Does the grinding of the plant residues affect the estimations of the aggregate protected soil organic carbon? *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 42, 1537-1543.
- Chevallier, T., Blanchart, E., Toucet, J., Bernoux, M. (2011b): Methods to estimate the protection of soil organic carbon within macroaggregates 1- Does soil water status affect the estimated amount of soil organic carbon protected inside macroaggregate? *Communication in Soil Science and Plant Analysis* 42, 1522-1536.
- Chevallier, T., Hmaidi, K., Kouakoua, E., Bernoux, M., Gallali, T., Toucet, J., Jolivet, C., Deleporte, P., Barthès, B.G. (Soumis): Physical protection of soil carbon in macroaggrégates does not reduce the temperature dependence of soil CO₂ emissions. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*.
- Chevallier, T., Muchaonyerwa, P., Chenu, C. (2003): Microbial utilisation of two proteins adsorbed to a vertisol clay fraction: toxin from *Bacillus thuringiensis* subsp. *tenebrionis* and bovine serum albumin. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 1211-1218.
- Chevallier, T., Woignier, T., Toucet, J., Blanchart, E., Dieudonné, P. (2008): Fractal structure in natural gels: effect on carbon sequestration in volcanic soils *Journal of Sol Gel Science and Technology* 48, 231-238.
- Chotte, J.L., Diouf, M., Assigbetsé, K., Lesueur, D., Rabary, B., Sall, S.N. (2012): Unexpected similar stability of soil microbial CO₂ respiration in 20-year manured and in unmanured tropical soils. *Environ Chem Lett* 11, 135-142.

- Chotte, J.L., Jocteur Monrozier, L., Villemain, G., Albrecht, A. (1993): Study of soil microhabitats. Importance of the soil fractionation method. In K. Mulongoy and R. Merckx: Soil organic matter dynamics and sustainability of tropical agriculture. John Wiley and Sons: London, 39-45.
- Christensen, B.T. (1996): Matching measurable soil organic matter fractions with conceptual pools in simulation models of carbon turnover: Revision of model structure. In D. S. Powlson, P. Smith and J. U. Smith: Evaluation of soil organic matter models Springer Verlag: Berlin Heidelberg, 143-160.
- Conant, R.T., Ryan, M.G., Agren, G.I., Birge, H.E., Davidson, E.A., Eliasson, P.E., Evans, S.E., Frey, S.D., Giardina, C.P., Hopkins, F.M., Hyvönens, R., Kirschbaum, M.U.F., Lavalley, J.M., Leifeld, J., Parton, W.J., Steinweg, J.M., Wallenstein, M.D., Wetterstedt, J.A.M., Bradford, M.A. (2011): Temperature and soil organic matter decomposition rates - synthesis of current knowledge and a way forward. *Glob Change Biol* 11, 3392–3404.
- Coppens, F., Garnier, P., Findeling, A., Merckx, R., Recous, S. (2007): Decomposition of mulched versus incorporated crop residues: Modelling with PASTIS clarifies interactions between residue quality and location. *Soil Biol Biochem* 39, 2339-2350.
- Coq, S., Barthes, B.G., Oliver, R., Rabary, B., Blanchart, E. (2007): Earthworm activity affects soil aggregation and organic matter dynamics according to the quality and localization of crop residues - An experimental study (Madagascar). *Soil Biology & Biochemistry* 39, 2119-2128.
- Cosentino, D., Chenu, C., Le Bissonnais, Y. (2006): Aggregate stability and microbial community dynamics under drying-wetting cycles in a silt loam soil. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 2053-2062.
- Davidson, E.A., Janssens, I.A. (2006): Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440, 165-173.
- Denef, K., Six, J., Paustian, K., Merckx, R. (2001): Importance of macroaggregate dynamics in controlling soil carbon stabilization: short-term effects of physical disturbance induced by dry-wet cycles. *Soil Biol Biochem* 33, 2145-2153.
- Dever, L., Durand, R., Fontes, J.C., Vachier, P. (1983): Pedogenetic and Isotopic Study of Calcite Neoformations in a Soil on Chalk - Characteristics and Origins. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 47, 2079-2090.
- Elliott, E.T. (1986): Aggregate structure and carbon, nitrogen and phosphorus in native and cultivated soils. *Soil Sci Soc Am J* 50, 627-633.
- Emmerich, W.E. (2003): Carbon dioxide fluxes in a semiarid environment with high carbonate soils. *Agr Forest Meteorol* 116 91-102.
- Feller, C. (1995): La matière organique dans les sols tropicaux à argile 1:1 : recherche de compartiments organiques fonctionnels. Une approche granulométrique. Thèse Doct. ès Sciences, Univ. Strasbourg (ULP), 393pp. + Annexes.
- Feller, C., Albrecht, A., Blanchart, E., Cabidoche, Y.M., Chevallier, T., Hartmann, C., Eschenbrenner, V., Larre-Larrouy, M.C., Ndandou, J.F. (2001): Soil organic carbon sequestration in tropical areas. General considerations and analysis of some edaphic determinants for Lesser Antilles soils. *Nutr. Cycl. Agroecosys.* 61, 19-31.
- Feller, C., Beare, M.H. (1997): Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* 79, 69-116.
- Feng, X.J., Simpson, M.J. (2009): Temperature and substrate controls on microbial phospholipid fatty acid composition during incubation of grassland soils contrasting in organic matter quality. *Soil Biol Biochem* 41, 804-812.
- Fierer, N., Schimel, J.P. (2002): Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 777-787.
- Frey, S.D., Drijber, R.A., Smith, H., Melillo, J.M. (2008): Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. *Soil Biol Biochem* 40, 2904-2907.

- Fromin, N., Porte, B., Lensi, R., Hamelin, J., Domenach, A.M., Buatois, B., Roggy, J.C. (2012): Spatial variability of the functional stability of microbial respiration process: a microcosm study using tropical forest soil. *J Soil Sediment* 12, 1030-1039.
- Gaillard, V., Chenu, C., Recous, S. (2003): Carbon mineralisation in soil adjacent to plant residues of contrasting biochemical quality. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 93-99.
- Girvan, M.S., Campbell, C.D., Killham, K., Prosser, J.I., Glover, L.A. (2005): Bacterial diversity promotes community stability and functional resilience after perturbation. *Environmental Microbiology* 7, 301-313.
- Gleixner, G., Poirier, N., Bol, R., Balesdent, J. (2002): Molecular dynamics of organic matter in a cultivated soil. *Org Geochem* 33, 357-366.
- Gocke, M., Pustovoytov, K., Kuzyakov, Y. (2011): Carbonate recrystallization in root-free soil and rhizosphere of *Triticum aestivum* and *Lolium perenne* estimated by C-14 labeling. *Biogeochemistry* 103, 209-222.
- Godfree, R., Lepschi, B., Reside, A., Bolger, T., Robertson, B., Marshall, D., Carnegie, M. (2011): Multiscale topoeadaphic heterogeneity increases resilience and resistance of a dominant grassland species to extreme drought and climate change. *Glob Change Biol* 17, 943-958.
- Goebel, M.-O., Bachmann, J., Woche, S.K., Fischer, W.R. (2005): Soil wettability, aggregate stability, and the decomposition of soil organic matter. *Geoderma* 128, 80-93.
- Golchin, A., Clarke, P., Oades, J.M., Skjemstad, J.O. (1995a): The effects of cultivation on the composition of organic matter and structural stability of soils. *Aust. J. Soil. Res.* 33, 975-993.
- Golchin, A., Oades, J.M., Skjemstad, J.O., Clarke, P. (1995b): Structural and dynamic properties of soil organic matter as reflected by C-13 natural abundance, pyrolysis mass spectrometry and solid-state C-13 NMR spectroscopy in density fractions of an oxisol under forest and pasture. *Aust. J. Soil. Res.* 33, 59-76.
- Gonod, L.V., Chadoeuf, J., Chenu, C. (2006): Spatial distribution of microbial 2,4-dichlorophenoxy acetic acid mineralization from field to microhabitat scales. *Soil Sci Soc Am J* 70, 64-71.
- Gregorich, E.G., kachanoski, R.G., Voroney, R.P. (1989): Carbon mineralization in soil size fractions after various amounts of aggregate disruption. *J. Soil Sci.* 40, 649-659.
- Griffiths, B.S., Philippot, L. (2012): Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiol Rev*, 1-18.
- Gupta, V.V.S.R., Germida, J.J. (1988): Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil Biol Biochem* 20, 777-786.
- Hamdi, S., Chevallier, T., Ben Aïssa, N., Ben Hammouda, M., Gallali, T., Chotte, J.L., Bernoux, M. (2011): Short-term temperature dependence of heterotrophic soil respiration after one-month of pre-incubation at different temperatures. *Soil Biol Biochem* 43, 1752-1758.
- Hamdi, S., Chevallier, T., Bernoux, M. (2012): Testing the application of an agronomic concept to microbiology: A degree-day model to express cumulative CO₂ emission from soils. *Eur J Agron* 43, 18-23.
- Hamdi, S., Moyano, F., Sall, S.N., Bernoux, M., Chevallier, T. (2013): Synthesis analysis of the temperature sensitivity of soil respiration from laboratory studies in relation to incubation methods and soil conditions. *Soil Biol Biochem* 58, 115-126.
- Harris, D., Horwath, W., Van Kessel, C. (2001): Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or carbon-13 isotopic analysis. *Soil Sci Soc Am J* 65, 1853-1856.
- Harrison-Kirk, T., Beare, M.H., Meenken, E.D., Condrón, L.M. (2013): Soil organic matter and texture affect responses to dry/wet cycles: Effects on carbon dioxide and nitrous oxide emissions. *Soil Biology & Biochemistry* 57, 43-55.
- Holling, C.S. (1973): Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 1-23.

- Huygens, D., Boeckx, P., Van Cleemput, O., Oyarzun, C., Godoy, R. (2005): Aggregate and soil organic carbon dynamics in South Chilean Andisols. *Biogeosciences* 2, 159-174.
- IPCC (2007): Climate Change 2007: the physical scientific basis. Contribution of working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, CH.
- Izquierdo, J.A., Nüsslein, K. (2006): Distribution of extensive nifH gene diversity across physical soil microenvironments. *Microbial Ecology* 51, 441-452.
- Jackson, L.E., Puleman, M.M., Brussaard, L., Bawa, K.S., Brown, G., Cardoso, I.M., de Ruiter, P.C., Garcia-Barrios, L., Hollander, A.D., Lavelle, P., Ouédraogo, E., Pascual, U., Setty, S., Smuckler, S.M., Tscharrntke, T., Van Noordwijk, M. (2012): Social-ecological and regional adaptation of agrobiodiversity management across a global set of research regions. *Global Environmental Change* 22, 623-639.
- Jackson, L.E., Wheeler, S.M., Hollander, A.D., O'Geen, A.T., Orlove, B.S., Six, J., Sumner, D.A., Santos-Martin, F., Kramer, J.B., Horwath, W.R., Howitt, R.E., Tomich, T.P. (2011): Case study on potential agricultural responses to climate change in a California landscape *Climatic change* 109, S407-S427.
- Jouquet, P., Ngo, T.P., Nguyen, H.H., Henry-des-Tureaux, T., Chevallier, T., Duc, T.T. (2011): Laboratory investigation of organic matter mineralization and nutrient leaching from earthworm casts produced by *Amyntas khami*. *Appl Soil Ecol* 47, 24-30.
- Kabir, M., Chotte, J.L., Rahman, M., Bally, R., Jocteur-Monrozier, L. (1994): Distribution of soil fractions and location of soil bacteria in a Vertisol under cultivation and perennial grass. *Plant and Soil* 163, 243-255.
- Keller, A., Reed, S., Townsend, A., Cleveland, C. (2013): Effects of canopy tree species on belowground biogeochemistry in a lowland wet tropical forest. *Soil Biology & Biochemistry* 58, 61-69.
- Kinoshita, R., Roupsard, O., Chevallier, T., Albrecht, A., Taugourdeau, S., Ahmed, Z., Van Es, H. (Soumis): Spatial estimation of soil organic carbon in a coffee agroforestry system on Andisols using geostatistics, andic properties, and visible-near-infrared reflectance spectroscopy. *Geoderma*.
- Kirschbaum, M.U.F. (2000): Will changes in soil organic matter act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry* 48, 21-51.
- Kleber, M., Sollins, P., Sutton, R. (2007): A conceptual model of organo-mineral interactions in soils: self-assembly of organic molecular fragments into zonal structures on mineral surfaces. *Biogeochemistry* 85, 9-24.
- Koskella, J., Stotzky, G. (1997): Microbial utilization of free and clay-bound insecticidal toxins from *Bacillus thuringiensis* and their retention of insecticidal activity after incubation with microbes. *Applied and Environmental Microbiology* 63, 3561-3568.
- Lal, R. (2004): Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma* 123, 1-22.
- Lindsay, W. (1979): Chemical Equilibria in Soils. Wiley, New York.
- Lloyd, J., Taylor, J.A. (1994): On the temperature dependence of soil respiration. *Funct Ecol* 8, 315-323.
- Ludwig, B., John, B., Ellerbrock, R., Kaiser, M., Flessa, H. (2003): Stabilization of carbon from maize in a sandy soil in a long-term experiment. *Eur J Soil Sci* 54, 117-126.
- Luo, Y., Melillo, J.M., Niu, S., Beier, C., Clark, J., Classen, A., Davidson, E.A., Dukes, J., Evans, R., Field, C., Czimczik, C., Keller, M., Kimball, B., Kueppers, L., Norby, R., Pelini, S., Pendall, E., Rastetter, E., Six, J., Smith, M., Tjoelker, M.G., Torn, M. (2011): Coordinated approaches to quantify long-term ecosystem dynamics in response to global change. *Glob Change Biol* 17, 843-854.
- Lützw, M.V., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Flessa, H., Guggenberger, G., Matzner, E., Marschner, B. (2007): SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biol Biochem* 39, 2183-2207.
- Manzoni, S., Schimel, J.P., Porporato, A. (2012): Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology* 93, 930-938.

- Marschner, B., Brodowski, S., Dreves, A., Gleixner, G., Gude, A., Grootes, P.M., Hamer, U., Heim, A., Jandl, G., Ji, R., Kaiser, K., Kalbitz, K., Kramer, C., Leinweber, P., Rethemeyer, J., Schäffer, A., Schmidt, M., Schwark, L., Wiesenberger, G. (2008): How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 91-110.
- Martens, D.A. (2000): Plant residue biochemistry regulates soil carbon cycling and carbon sequestration. *Soil Biol Biochem* 32, 361-369.
- Martin, A. (1991): Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidæ, Oligochæta) of tropical savannas, on soil organic matter. *Biol Fertil Soils* 11, 234-238.
- Masse, D., Cambier, C., Brauman, A., Sall, S., Assigbetse, K., Chotte, J.L. (2007): MIOR: an individual-based model for simulating the spatial patterns of soil organic matter microbial decomposition. *Eur J Soil Sci* 58, 1127-1135.
- Mayer, L.M. (1994a): Relationships between mineral surfaces and organic carbon concentrations in soils and sediments. *Chemical Geology* 114, 347-363.
- Mayer, L.M. (1994b): Surface area control of organic carbon accumulation in continental shelf sediments. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 58, 1271-1284.
- Mayer, L.M., Schick, L., Hardy, K., Wagai, R., McCarthy, J. (2004): Organic matter in small mesopores in sediments and soils. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 68, 3863-3872.
- McCarthy, J.F., Ilavsky, J., Jastrow, J.D., Mayer, L.M., Perfect, E., Zhuang, J. (2008): Protection of organic carbon in soil microaggregates via restructuring of aggregate porosity and filling of pores with accumulating organic matter. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 72, 4725-4744.
- McClain, M.E., Boyer, E.W., Dent, C.L., Gergel, S.E., Grimm, N.B., Groffman, P.M., Hart, S.C., Harvey, J.W., Johnston, C.A., Mayorga, E., McDowell, W.H., Pinay, G. (2003): Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems* 6, 301-312.
- Meisner, A., Baath, E., Rousk, J. (2013): Microbial growth responses upon rewetting soil dried for four days or one year. *Soil Biology & Biochemistry* 66, 188-192.
- Mikutta, R., Kleber, M., Jahn, R. (2005): Poorly crystalline minerals protect organic carbon in clay subfractions from acid subsoil horizons. *Geoderma* 128, 106-115.
- Mikutta, R., Kleber, M., Torn, M.S., Jahn, R. (2006): Stabilization of soil organic matter: Association with minerals or chemical recalcitrance? *Biogeochemistry* 77, 25-56.
- Miller, A.E., Schimel, J.P., Meixner, T., Sickman, J.O., Melack, J.M. (2005): Episodic rewetting enhances carbon and nitrogen release from chaparral soils. *Soil Biol Biochem* 37, 2195-2204.
- Moyano, F., Manzoni, S., Chenu, C. (2013): Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. *Soil Biology & Biochemistry* 59, 72-85.
- Muchaonyerwa, P., Chevallier, T., Pantani, O.L., Nyamugafata, P., Mpeperekwi, S., Chenu, C. (2006): Adsorption of the pesticidal toxin from *Bacillus thuringiensis subsp. tenebrionis* on tropical soils and their particle-size fractions. *Geoderma* 133, 244-257.
- Nicolardot, B., Bouziria, L., Bastian, F., Ranjard, L. (2007): A microcosm experiment to evaluate the influence of location and quality of plant residues on residue decomposition and genetic structure of soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 1631-1644.
- Opdam, P., Wascher, D. (2004): Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation* 117, 285-297.
- Oren, A., Steinberger, Y. (2008): Coping with artifacts induced by CaCO₃-CO₂-H₂O equilibria in substrate utilization profiling of calcareous soils. *Soil Biol Biochem* 40, 2569-2577.
- Orwin, K.H., Wardle, D.A. (2005): Plant species composition effects on belowground properties and the resistance and resilience of the soil microflora to a drying disturbance. *Plant and Soil* 278, 205-221.

- Parfitt, R.L., Parshotam, A., Salt, G.J. (2002): Carbon turnover in two soils with contrasting mineralogy under long-term maize and pasture. *Aust. J. Soil. Res.* 40, 127-136.
- Paul, E.A., Collins, H.P., Leavitt, S.W. (2001): Dynamics of resistant soil carbon of midwestern agricultural soils measured by naturally occurring C-14 abundance. *Geoderma* 104, 239-256.
- Percival, H.J., Parfitt, R.L., Scott, N.A. (2000): Factors controlling soil carbon levels in New Zealand grasslands: Is clay content important? *Soil Sci Soc Am J* 64, 1623-1630.
- Pettersson, M., Baath, E. (2003): Temperature-dependent changes in the soil bacterial community in limed and unlimed soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 45, 13-21.
- Plante, A.F., McGill, W.B. (2002): Soil aggregate dynamics and the retention of organic matter in laboratory-incubated soil with differing simulated tillage frequencies. *Soil Tillage Res.* 66, 79-92.
- Poll, C., Marhan, S., Back, F., Niklaus, P., Kandeler, E. (2013): Field-scale manipulation of soil temperature and precipitation change soil CO₂ flux in a temperate agricultural ecosystem. *Agr Ecosyst Environ* 165, 88-97.
- Puget, P., Chenu, C., Balesdent, J. (2000): Dynamics of soil organic matter associated with particle-size fractions of water-stable aggregates. *Eur J Soil Sci* 51, 595-605.
- Pulleman, M.M., Marinissen, J.C.Y. (2004): Physical protection of mineralizable C in aggregates from long-term pasture and arable soil. *Geoderma* 120, 273-282.
- Pumpanen, J., Kolari, P., Ilvesniemi, H., Minkinen, K., Vesala, T., Niinisto, S., Lohila, A., Larmola, T., Morero, M., Pihlatie, M., Janssens, I., Yuste, J.C., Grunzweig, J.M., Reth, S., Subke, J.-A., Savage, K., Kutsch, W., Ostreng, G., Ziegler, W., Anthoni, P., Lindroth, A., Hari, P. (2004): Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agr Forest Meteorol* 123, 159-176.
- Quiquampoix, H. (2000): Mechanisms of protein adsorption on surfaces and consequences for soil extracellular enzyme activity. In J.-M. Bollag and G. Stotzky: *Soil Biochemistry*, 10. Marcel Dekker: New York, 171-206.
- Ranjard, L., Poly, F., Combrisson, J., Richaume, A., Gourbière, F., Thioulouse, J., Nazaret, S. (2000): Heterogeneous cell density and genetic structure of bacterial pools associated with various soil microenvironments as determined by enumeration and DNA fingerprinting approach (RISA). *Microbial Ecology* 39, 263-272.
- Razafimbelo, T., Albrecht, A., Oliver, R., Chevallier, T., Chapuis-Lardy, L., Feller, C. (2008): Aggregate associated-C and physical protection in a tropical clayey soil under Malagasy conventional and no-tillage systems. *Soil Tillage Res.* 98, 140-149.
- Razafimbelo, T., Chevallier, T., Albrecht, A., Chapuis-Lardy, L., Rakotondrasolo, F.N., Michellon, R., Rabeharisoa, L., Bernoux, M. (2013): Texture and organic carbon contents do not impact amount of carbon protected in Malagasy soils. *Scientia Agricola* 70, 204-208.
- Recous, S., Robin, D., Darwis, D., Mary, B. (1995): Soil inorganic N availability: effect on maize residue decomposition. *Soil Biol Biochem* 27, 1529-1538.
- Rillig, M.C., Caldwell, B.A., Wösten, H., Sollins, P. (2007): Role of proteins in soil carbon and nitrogen storage: controls on persistence. *Biogeochemistry* 85, 25-44.
- Rodrigo, A., Recous, S., Neel, C., Mary, B. (1997): Modelling temperature and moisture effects on C-N transformations in soils: comparison of nine models. *Ecol Model* 102, 325-339.
- Romkens, P., van der Plicht, J., Hassink, J. (1999): Soil organic matter dynamics after the conversion of arable land to pasture. *Biol Fertil Soils* 28, 277-284.
- Ruamps, L., Nunan, N., Chenu, C. (2011): Microbial biogeography at the soil pore scale. *Soil Biol Biochem* 43, 280-286.
- Sall, S.N., Masse, D., Bernhard-Reversat, F., Guisse, A., Chotte, J.L. (2003): Microbial activities during the early stage of laboratory decomposition of tropical leaf litters: the effect of interactions between litter quality and exogenous inorganic nitrogen. *Biol Fertil Soils* 39, 103-111.

- Scheel, T., Dörfler, C., Kalbitz, K. (2007): Precipitation of dissolved organic matter by aluminum stabilizes carbon in acidic forest soils. *Soil Sci Soc Am J* 71, 64-74.
- Schindlbacher, A., Wunderlich, S., Borken, W., Kitzler, B., Zechmeister-Boltenstern, S., Jandl, R. (2012): Soil respiration under climate change: prolonged summer drought offsets soil warming effects. *Glob Change Biol* 18, 2270-2279.
- Serrano-Ortiz, P., Roland, M., Sanchez-Moral, S., Janssens, I.A., Domingo, F., Godd  ris, Y., Kowalski, A.S. (2010): Hidden, abiotic CO₂ flows and gaseous reservoirs in the terrestrial carbon cycle: Review and perspectives. *Agr Forest Meteorol* 150, 321-329.
- Sexstone, A.J., Revsbech, N.P., Parkin, T.B., Tiedje, J.M. (1985): Direct measurement of oxygen profiles and denitrification rates in soil aggregates. *Soil Sci Soc Am J* 49, 645-651.
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S., Denef, K. (2004): A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Tillage Res.* 79, 7-31.
- Six, J., Conant, R.T., Paul, E.A., Paustian, K. (2002): Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil* 241, 155-176.
- Skidmore, M., Sharp, M., Tranter, M. (2004): Kinetic isotopic fractionation during carbonate dissolution in laboratory experiments: implications for detection of microbial CO₂ signatures using $\delta^{13}\text{C}$ -DIC. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 68, 4309-4317.
- Soriano-Disla, J.M., Janik, L.J., Rossel, R.A.V., Macdonald, L.M., McLaughlin, M.J. (2014): The performance of visible, near-, and mid-infrared reflectance spectroscopy for prediction of soil physical, chemical, and biological properties. *Applied Spectroscopy Reviews* 49, 139-186.
- Sponseller, R.A. (2007): Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Glob Change Biol* 13, 426-436.
- Steenwerth, K.L., Jackson, L.E., Calderon, F.J., Scow, K.M., Rolston, D.E. (2005): Response of microbial community composition and activity in agricultural and grassland soils after a simulated rainfall. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 2249-2262.
- Stevenson, B.A., Verburg, P.S.J. (2006): Effluxed CO₂-C-13 from sterilized and unsterilized treatments of a calcareous soil. *Soil Biol Biochem* 38, 1727-1733.
- Stotzky, G. (1986): Influence of soil mineral colloids on metabolic processes, growth, adhesion, and ecology of microbes and viruses. In P. M. Huang and M. Schnitzer: Interactions of Soil Minerals with Natural Organics and Microbes. Soil Science Society of America: Madison, WI, 305-412.
- Suseela, V., Conant, R.T., Wallenstein, M.D., Dukes, J.S. (2012): Effects of soil moisture on the temperature sensitivity of heterotrophic respiration vary seasonally in an old-field climate change experiment. *Glob Change Biol* 18, 336-348.
- Tapp, H., Calamai, L., Stotzky, G. (1994): Adsorption and binding of the insecticidal proteins from *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* and subsp. *tenebrionis* on clay minerals. *Soil Biol Biochem* 26, 663-679.
- Thomey, M.L., Collins, S.L., Vargas, R., Johnson, J.E., Brown, R.F., Natvig, D.O., Friggens, M.T. (2011): Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Glob Change Biol* 17, 1505-1515.
- Tiedje, J.M., Sexstone, A.J., Parkin, T.B., Revsbech, N.P., Shelton, D.R. (1984): Anaerobic processes in soil. *Plant and Soil* 76, 197-212.
- Tisdall, J.M., Oades, J.M. (1982): Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* 33, 141-163.
- Torn, M., Trumbore, S., Chadwick, O., Vitousek, P., Hendricks, D. (1997): Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature* 389, 170-173.
- Turner, B.L. (2010): Vulnerability and resilience: Coalescing or paralleling approaches for sustainability science? *Global Environmental Change* 20, 570-576.

- Van Gestel, M., Ladd, J.N., Amato, M. (1991): Carbon and nitrogen mineralization from two soils of contrasting texture and microaggregate stability: Influence of sequential fumigation, drying and storage. *Soil Biology & Biochemistry* 23, 313-322.
- Van Nes, E.H., Scheffer, M. (2005): Implications of spatial heterogeneity for catastrophic regime shifts in ecosystems. *Ecology* 86, 1797-1807.
- Vigneau, N., Ecarnot, M., Rabatel, G., Roumet, P. (2011): Potential of field hyperspectral imaging as a non destructive method to assess leaf nitrogen content in Wheat. *Field Crops Research* 122, 25-31.
- Virto, I., Barré, P., Chenu, C. (2008): Microaggregation and organic matter storage at the silt-size scale. *Geoderma* 146, 326-335.
- Woignier, T., Braudeau, E., Doumenc, H., Rangon, L. (2005): Supercritical drying applied to natural "gels": Allophanic soils. *Journal of Sol-Gel Science and Technology* 36, 61-68.
- Xiang, S.-R., Doyle, A., Holden, P.A., Schimel, J.P. (2008): Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 2281-2289.
- Yang, Z., Singh, B.R., Sitaula, B.K. (2004): Fractions of organic carbon in soils under different crop rotations, cover crops and fertilization practices. *Nutr. Cycl. Agroecosys.* 70, 161-166.
- Young, I.M., Crawford, J.W., Nunan, N., Otten, W., Spiers, A., Donald, L.S. (2008): Chapter 4 Microbial Distribution in Soils: Physics and Scaling: Advances in Agronomy. Academic Press, 81-121.
- Zimmerman, A.R., Goyne, K.W., Chorover, J., Komarneni, S., Brantley, S.L. (2004): Mineral mesopore effects on nitrogenous organic matter adsorption. *Org Geochem* 35, 355-375.
- Zogg, G.P., Zak, D.R., Ringelberg, D.B., MacDonald, N.W., Pregitzer, K.S., White, D.C. (1997): Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Sci Soc Am J* 61, 475-481.